NOTICE

SUR LES

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

DE

M. Antoine PIZON

AGRÉGÉ ET DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

LAURÉAT DE L'INSTITUT

(Prix d'embryogénie générale appliquée à la physiologie, 1893)

PROFESSEUR AU LYCÉE JANSON DE SAILLY



MONTLUÇON

NOUVELLE IMPRIMERIE A. THORINAUD

Rue Bretonni et rue St-Jean

1902

A Monsieur le Dr Blanchard
Membre de l'Académie de médecine,
Cordial hommage de l'auteur
A. Piron

NOTICE

SUR LES

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

DE

M. Antoine PIZON

Né à Huriel (Allier), le 22 Septembre 1860

NOTICE

SUR LES

TRAVAUX SCIENTIFIQUES

DE

M. ANTOINE PIZON

AGRÉGÉ ET DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

LAURÉAT DE L'INSTITUT

(Prix d'embryogénie générale appliquée à la physiologie, 1893)

PROFESSEUR AU LYCÉE JANSON DE SAILLY



MONTLUÇON

NOUVELLE IMPRIMERIE A. THORINAUD

Rue Bretonni et rue St-Jean

1902

TITRES ET GRADES SCIENTIFIQUES

SERVICES DANS L'ENSEIGNEMENT

Enseignement

1876-1879. — Elève à l'Ecole Normale primaire de Moulins (Allier).
1879-1882. — Instituteur à Montluçon et à Commentry (Allier).
1882-1883. — Professeur de Septième au Lycée de Moulins.
1883-1886. — Préparateur de physique (sur sa demande) et Elève du Cours de mathématiques spéciales au Lycée de Moulins.
1886-1888. — Répétiteur (sur sa demande) au Lycée de Dijon.
1888-1889. — Boursier d'agrégation au Muséum.
1889-1891. — Boursier de doctorat au Muséum.
1891-1894. — Professeur d'histoire naturelle au Lycée de Nantes.
1894. — Professeur d'histoire naturelle au Lycée Janson de Sailly.

Grades

1884. — Baccalauréat ès-sciences.
1886. — Licence ès-sciences physiques de la Faculté de Dijon.
1888. — Licence ès-sciences naturelles de la Faculté de Dijon.
1889. — Agrégation des Lycées (histoire naturelle).
Février 1893. — Doctorat ès-sciences naturelles (Faculté de Paris).

Récompenses honorifiques

1893. — Thèse couronnée d'un premier prix Serres (*Embryogénie générale appliquée à la Physiologie*).
1896. — Officier d'Académie.
1902. — Officier de l'Instruction publique.
1902. — Classé parmi les candidats à la place laissée vacante à l'Académie des Sciences par la mort de M. Filhol.



1891. — Membre de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest, siégeant à Nantes.
Secrétaire de la dite Société (1892-1894).

1892. — Membre de l'Association française pour l'avancement des Sciences.
1894. — Membre élu de la Société impériale des Naturalistes russes de Moscou.
1901. — Membre de la Société zoologique de France.
1901. — Membre de la Société nationale d'Acclimatation.
1902. — Membre de la Société de Psychologie (section zoologique).

LISTE MÉTHODIQUE

DES

TRAVAUX PUBLIÉS PAR L'AUTEUR

I. — Embryogénie, reproduction sexuée et agame, évolution générale des Tuniciers coloniaux (Botryllidés).

1. — Observations sur la blastogénèse chez les Botryllidés. — *Bulletin Société Philomat. t. III, 1891.*
2. — Formation des Colonies chez les Botryllidés. — *Ibid.*
3. — Développement de l'organe vibratile chez les Botryllidés. — *Ibid.*
4. — Développement de l'appareil vasculaire colonial chez les Botryllidés. — *Ibid.*
5. — La fécondation chez les Botryllidés. — *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest*, t. II. 1892. (1)
6. — Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés. — *Ann. des Sciences naturelles, 1892; 386 p. in-8 et 9 planches.*

   Mémoire présenté comme thèse de doctorat à la Faculté de Paris et couronné par l'Académie des Sciences en décembre 1893. *(1er Prix Serres : Embryogénie générale appliquée à la Physiologie).*
7. — Nouvelles observations biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés. — *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, 11 juillet 1898.* (2)
8. — Études biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés. 1re Partie, Genre Botrylloïdes. — *Bulletin de la Soc. des Sciences nat. de l'Ouest, 1er avril 1899.*

   Un mémoire de 55 pages in-8° avec 16 planches.

(1) Ces cinq premières notes ne sont que des communications préliminaires qui ont reçu tout leur développement dans le mémoire suivant 6.

(2) Communication préliminaire qui a été développée dans le mémoire suivant 8.

9. — Études biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés. 2e Partie, Genres Botrylloïdes, Botryllus et Distaplia. — *Bull. des Sciences nat. de l'Ouest, 30 Juin 1900.*

Un mémoire de 72 p. in-8 avec 2 pl. et 3 fig. dans le texte.

II. — Recherches physiologiques sur le cœur et la circulation chez les Tuniciers coloniaux fixés.

10. — Sur la persistance des contractions cardiaques pendant les phénomènes de régression chez les Tuniciers. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 21 août 1899.*

11 — Physiologie du cœur chez les colonies de Diplosomes. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 23 juin 1902.*

III. — Migrations des éléments sexuels chez les Ascidies composées.

12. — Évolution des éléments sexuels chez les Didemnidés et chez les Diplosomidés. — *Congrès des Sociétés savantes à la Sorbonne, 1893.*

13. — Évolution des éléments sexuels chez les ascidies composées. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 1er octobre 1894.*

IV. — Embryogénie des Diplosomidée.

14. — La blastogénèse chez les larves de *Diplosome (Astellium) Spongiforme.* — *C. R. de l'Acad. des Sciences, 14 Janvier 1891.*

15. — Observations sur le bourgeonnement des *Didemnidés* et des *Diplosomidés.* Dimorphisme des larves. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 16 février 1891.*

16. — Embryogénie de la larve double des Diplosomidés. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 14 mars 1898.*

17. — La larve double des Diplosomidés et la tachygénèse. En collaboration avec M. Edmond Perrier, Directeur du Muséum. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 8 août 1898.*

V. — Recherches embryogéniques diverses.

18. — Développement de l'organe vibratile chez les bourgeons de cinq familles d'ascidies composées. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 1er février 1892.*

19. — Développement des bourgeons de *Circinalium concrescens* et *d'Amaroucium proliferum. — Bull. de la Soc. des Sciences nat. de l'Ouest, t. II. 1er juillet 1892.*

20. — Évolution du système nerveux et de l'organe vibratile chez les larves des Polyclinidés (Fragarium et Amaroucium). — *C. R. de l'Académie des Sciences, 25 février 1895.*

21. — Contributions à l'embryogénie des Ascidies simples. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 29 juillet 1895.*

VI. — Cytologie.

22. — Les membranes embryonnaires et les *éléments de rebut* de l'œuf des Molgulidées. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 6 janvier 1896.*

23. — Contribution à l'étude du rôle du nucléole. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 25 juillet 1898.*

VII. — Recherches sur la pigmentation. Applications.

24. — La coloration des Tuniciers et la mobilité de leurs granules pigmentaires. — *C. R. de l'Acad. des Sciences, 14 août 1899.*

25. — Origine du pigment chez les Tuniciers. Transmission du pigment maternel à l'embryon. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 21 janvier 1901.*

26. — Vitalité des granules pigmentaires des Botryllidés. — *Communication faite au Congrès international de Berlin, 1901. Comptes-rendus des séances.*

27. — Théorie mécanique de la vision. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 18 novembre 1901.*

VIII. — Anatomie et Systématique.

28. — Sur la présence des *Distaplia* sur les côtes de France. — *Bull. des Soc. nat. de l'Ouest, t. III, 1893.*

29. — Particularités anatomiques de l'*Amaroucium Nordmani*, ascidie composée. — *Bull. Soc. des Sciences nat. de l'Ouest, 2 février 1894.*

30. — Observations sur une Ascidie composée de la Terre de Feu, *Colella pedunculata*, appartenant aux collections du Muséum. *Ibid., 1er juin 1894.*

31. — Description d'un nouveau genre de Molgulidée, g. *Gamaster*, appartenant aux collections du Muséum. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 8 juin 1896.*

32. — Révision des Molgulidées du Muséum. — *Bull. des natur. du Muséum, 1898.*

33. — Nouvelle classification de la famille des Molgulidées. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 1898.* (1)

34. — Étude anatomique et systématique des Molgulidées appartenant aux collections du Muséum. — *Annales des Sciences naturelles, nov. 1898.*

Un mémoire de 85 pages in-8 avec 5 planches.

35. — Description d'un nouveau genre de Molgulidée, g. *Meristocarpus*, appartenant aux collections du Muséum. — *Bull. des nat. du Muséum, décembre 1898.*

36. — Description d'un nouveau genre de Cynthiadée, g. *Polycarpoïdes*, découvert par moi sur les côtes de France. *(Bull. des nat. du Muséum, 29 décembre 1898.*

IX. — Ouvrages classiques.

37. — Cours d'anatomie et de physiologie animales. — *Un vol. 580 p. in-8° avec 500 fig. dont 55 en plusieurs couleurs, la plupart tirées du* Traité d'anatomie humaine, de Testut. — Paris, O. Doin, édit. 1900.

Honoré d'une souscription du Ministère de l'Instruction publique, du Ministère de l'Agriculture et du Ministère du Commerce (Écoles professionnelles).

38. — Cours d'anatomie et de Physiologie végétales. — *Un vol. 420 p. in-8° avec 600 fig.* — O. Doin, éditeur, 1901.

Honoré d'une souscription du Ministère de l'Instruction publique et du Ministère de l'Agriculture.

---

(1) Les trois communications 31, 32 et 33 ont été développées dans le mémoire suivant 34.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

SUR LES

TRAVAUX DE L'AUTEUR

« Dans son développement embryogénique, chaque individu doit revêtir successivement les formes mêmes par lesquelles a passé son espèce pour arriver à son état définitif. » Mais à peine Fritz Müller avait-il formulé cette loi, qu'elle paraissait se trouver en contradiction avec un certain nombre de faits d'une exactitude non contestée, notamment avec les processus évolutifs de certains Tuniciers. Par exemple, l'embryon des Pyrosomes forme une file de quatre jeunes bourgeons de très bonne heure, quand il est encore dans la cavité maternelle, et meurt aussitôt après l'éclosion sans avoir atteint son complet développement. La larve des Molgules anourelles de Lacaze-Duthiers, pas plus que celle des Salpes et des Pyrosomes, ne possède ., à l'éclosion, la queue caractéristique des têtards des autres ascidies. Mon maître, M. Edmond Perrier, interprétait ces faits en disant que dans le cours de son développement embryogénique, l'animal peut accélérer ou même sauter complètement quelques-unes des phases par lesquelles est passé son ascendant, de manière à réaliser plus vite sa forme définitive. C'est ce qu'il a appelé le principe de l'*accélération embryogénique* ou de la *tachygénèse*.

Quand, à la fin de l'année 1889, il me fit l'honneur de m'ouvrir les portes de ses laboratoires du Muséum et de Tatihou, il me conseilla de me livrer à l'étude des processus évolutifs des différents groupes de Tuniciers, principalement de ceux où la formation des bourgeons vient se surajouter à la reproduction larvaire en la modifiant plus ou moins profondément, et de rechercher si leurs différences organogénétiques ne sont pas au fond que de simples variations secondaires d'un processus beaucoup plus général, que la tachygénèse serait venue masquer plus ou moins complètement.

Je m'adressai tout d'abord aux Tuniciers coloniaux les plus communs de nos côtes, tels que les Botryllidés, les Polyclinidés, les Diplosomidés, dont je commençai l'embryogénie ; mais peu à peu toute une série de questions nouvelles surgirent et se précisèrent : l'étude du développement des bourgeons et des larves des Botryllidés, en même temps qu'elle me faisait connaître les relations étroites des différents ascidiozoïdes et leur appareil circulatoire colonial, me permettait, en effet, de mettre encore en évidence tout un ensemble de faits du plus haut intérêt biologique, tels que la succession des différentes générations d'ascidiozoïdes dans une même colonie, le mécanisme de la régression des plus vieux individus, dont les éléments histolysés vont nourrir et pigmenter les plus jeunes, la transmission curieuse des éléments

ovariens du parent chez ses bourgeons fils, petits-fils et même arrière-petits-fils, etc.

Parti avec l'idée de rechercher des phénomènes de tachygénèse, j'étais ainsi amené à étendre considérablement le champ primitif de mes recherches, et la détermination de l'évolution complète des différents Tuniciers coloniaux fixés m'apparut comme devant être le but final et intéressant à atteindre. Pour cela, je joignis à mes études d'embryogénie non seulement des observations physiologiques sur des colonies élevées en aquarium, mais en raison des enseignements que l'embryogénie apporte fréquemment dans la détermination des relations phylogénétiques, j'entrepris également l'étude anatomique des formes adultes appartenant aux collections du Muséum, que mon maître, M. Edmond Perrier, voulut bien me confier.

Telle est la nature des travaux que j'ai poursuivis depuis 1890, et auxquels je continue de consacrer tous les loisirs que peut me laisser le service pénible et absorbant de l'enseignement dans un lycée. Je vais exposer brièvement les conclusions générales qui se dégagent de ces différents ordres de recherches : *évolution générale des Tuniciers coloniaux fixés, physiologie, embryogénie, anatomie et systématique.*

I

Mes études sur l'évolution générale des Tuniciers coloniaux fixés m'ont amené à établir en premier lieu l'histoire complète de la vie coloniale chez la famille des Botryllidés ; j'ai publié également de nombreux résultats embryogéniques sur les autres familles de Synascidies, Diplosomidés, Polyclinidés et Distomidés, qui se sont ajoutés à ceux qui étaient antérieurement connus; mais il reste encore à faire quelques intéressantes recherches biologiques pour arriver à la connaissance complète de l'évolution de ces dernières formes.

De plus, toutes ces études m'ont permis d'apporter d'importantes contributions à des questions d'ordre beaucoup plus général, comme la pigmentation, l'évolution des glandes génitales, la valeur de l'embryogénie dans la recherche des relations phylogénétiques, la signification de la blastogénèse comparativement à la reproduction sexuée, etc.

Les Botryllidés sont des Ascidies composées qui forment sur les algues et les rochers sous-marins des plaques aux couleurs parfois très vives, dans lesquelles les ascidiozoïdes vivent par groupes étoilés autour d'un cloaque commun ; ils se multiplient à la fois par bourgeons et par œufs. Ce sont ces Tuniciers qui ont fait l'objet de mes premières recherches, pour lesquelles l'Académie des Sciences me faisait le très grand honneur de me décerner, en 1893, son premier prix Serres, sur l'*embryogénie générale appliquée à la physiologie.*

Après avoir précisé et rectifié certains stades épars du développement des bourgeons décrits par les anciens auteurs, j'ai achevé d'en faire connaître l'organogénèse par l'étude des autres points encore inconnus, le développement du cœur, des sacs périviscéraux, de l'organe vibratile et de l'appareil circulatoire colonial.

Puis passant à la reproduction sexuée, je suivis l'origine et la différenciation de la glande hermaphrodite, l'évolution de l'œuf, avec la formation des enveloppes embryonnaires et l'excrétion des éléments de

rebut ovulaires, au sujet desquels je démontrai que les anciennes cellules « du testa » ne sont que des globules de rebut de l'ovule, à la formation desquels le nucléole prend lui-même une part très importante. Enfin j'étudiai tous les processus du développement de la larve ou *oozoïde* et leur comparaison avec ceux des bourgeons.

Prenant ensuite comme point de départ cette larve fixée, j'établis comment elle arrive à constituer une colonie, les relations des divers membres ou *ascidiozoïdes* de cette colonie, l'ordre de succession des diverses générations, les relations entre la reproduction agame et la reproduction sexuée, etc.

L'embryon prend du côté droit les rudiments d'un bourgeon dés que sa cavité péribranchiale est constituée, et alors qu'il est encore enfermé dans l'organisme maternel ; une fois développée, la larve s'échappe, nage pendant quarante-huit heures environ et se fixe ; au bout de cinq à six jours, elle meurt et laisse la place à son bourgeon, qui met lui-même encore cinq ou six jours pour atteindre l'état adulte, en se nourrissant des éléments en histolyse provenant de la désagregation de son parent.

Cet individu qui représente la première génération de bourgeons ou *blastozoïdes*, n'aura également qu'une existence très courte ; au bout de cinq ou six jours il meurt à son tour, cédant la place à deux autres blastozoïdes de deuxième génération qu'il a engendrés de très bonne heure à droite et à gauche de son sac branchial, et dont l'apparition a été aussi précoce que chez l'embryon. Les éléments de ses organes se dissocient, et par les vaisseaux sanguins vont nourrir les jeunes survivants.

La blastogénèse va se continuer dorénavant avec la même régularité à toutes les époques de l'année : chaque blastozoïde adulte vit cinq ou six jours, entre en régression et fait place aux deux bourgeons qu'il a engendrés sur les flancs de son sac branchial ; ceux-ci se nourrissent des éléments en histolyse de leur progéniteur, atteignent leur complet développement cinq ou six jours plus tard, et régressent dans les mêmes conditions que leurs ascendants, après avoir produit de même chacun deux bourgeons. Une colonie qui comptait 12 individus au début de mes observations en possédait 182 trois mois plus tard. Tous les blastozoïdes d'une même génération atteignent simultanément l'état adulte et régressent simultanément au bout de cinq ou six jours.

Quant à la disparition régulière des générations successives, elle m'était apparue tout d'abord comme la conséquence d'un traumatisme apporté par l'énorme développement des larves, qui proéminent très fortement dans la cavité péribranchiale et déchirent les parois maternelles pour s'échapper au dehors. Mais comme les individus qui évoluent en dehors de la belle saison, sans produire de larves, ne vivent ni plus ni moins longtemps que les formes sexuées, je suis plutôt porté à croire que les éléments cellulaires provenant de la désagrégation des individus morts engendrent, en se décomposant dans les cavités sanguines, certaines substances toxiques que le torrent circulatoire répand chez tous les survivants, et dont la quantité croissant à mesure que la dégénérescence s'avance, se trouve suffisante à un moment donné pour amener la mort simultanée de tous les individus les plus anciens, qui se trouveraient présenter une moindre grande résistance organique.

Les migrations des éléments ovulaires que j'ai fait connaitre en

détail, sont un phénomène important qui établit entre l'oozoïde et la série des générations de blastozoïdes qui en dérivent, un lieu physiologique des plus singuliers, et qui marque bien le caractère de continuité des bourgeons avec leurs ascendants : les éléments génitaux rudimentaires produits par l'oozoïde et les générations qui se succèdent jusqu'à l'arrivée de l'été, n'atteignent jamais leur complet développement; *ils émigrent d'une génération à l'autre, entraînés par le courant sanguin.* Mais vers le mois de juillet, chaque ascidiozoïde adulte mûrit ses ovules les plus volumineux qui sont fécondés, tandis que les autres émigrent et se partagent successivement entre ses bourgeons fils, petits-fils et même arrière-petits-fils. Chacun de ceux-ci engendre d'ailleurs de nouveaux éléments génitaux qui s'ajoutent à ceux qu'il tient de son progéniteur, en même temps qu'il différencie sa glande mâle. La production des larves n'entrave pas d'ailleurs la formation des bourgeons, de sorte que pendant l'été la reproduction agame et la reproduction sexuée s'opèrent simultanément.

Si maintenant l'on suppose que la production des ovules s'active de manière que leur ensemble forme un cordon continu qui soit constamment en voie d'élongation, ce cordon pourra devenir un ovaire commun à une file d'individus : j'ai trouvé précisément dans la suite une semblable disposition chez les Polyclinidés et les Diplosomidés ; c'est également celle qui était commune chez les Pyrosomes et surtout chez les Salpes, dont la prétendue génération alternante se rattache ainsi très naturellement aux phénomènes que j'ai découverts chez les Botryllidés.

La blastogénèse chez les autres familles de Synascidies que j'ai étudiées (Polyclinidés et Diplosomidés), présente des différences marquées avec celle des Botryllidés. Mais la *tachygénèse*, avec ses différences d'intensité, permet d'expliquer et d'enchaîner toutes les variations des processus blastogénétiques de ces diverses Synascidies, et de les rattacher dans une série naturelle à ceux des Tuniciers pélagiques tels que les Pyrosomes.

L'accélération embryogénique atteint en effet son maximum chez ces dernières formes, puisque leur embryon ou *oozoïde* engendre déjà quatre bourgeons quand il est encore enfermé lui-même dans l'organisme maternel, et qu'il se détruit avant d'avoir atteint tout son développement. Chez les *Diplosomes*, dont j'ai suivi l'embryogénie et élevé des larves, la tachygénèse s'exerce d'aussi bonne heure que chez les Pyrosomes ; l'embryon bourgeonne dès que sa cavité entérique vient de se constituer, à tel point que la larve présente à l'éclosion deux individus également développés et paraissant provenir d'une bipartition très précoce de l'embryon ; seulement, chez ces formes, les deux individus atteignent simultanément l'état adulte et bourgeonnent tous les deux pour édifier la nouvelle colonie.

Puis viennent dans une série décroissante, les Botrylles, chez lesquels j'ai montré que l'oozoïde ne bourgeonne qu'un peu plus tard, après la constitution de sa cavité branchio-intestinale et de ses sacs péribranchiaux ; cette apparition un peu plus tardive de la blastogénèse correspond à une plus grande durée de la vie de l'oozoïde qui, au lieu de régresser aussi vite que celui des Pyrosomes, se fixe et vit quatre ou cinq jours pendant lesquels son bourgeon continue de se développer.

Enfin chez les Polyclinidés, j'ai montré, après Kovalewsky, que le bourgeonnement ne se produit que plus tard encore, une fois que

l'oozoïde fixé a développé son long postabdomen, lequel se découpe ultérieurement en tronçons qui deviennent autant de nouveaux individus.

Si maintenant on considère en particulier l'évolution d'un organe déterminé dans la série des Synascidies que j'ai étudiées, on se trouve encore en présence de variations parfois tellement accusées, que des zoologistes sont tentés de les considérer comme des erreurs d'observation, alors qu'elles ne sont encore que la conséquence d'une accélération embryogénique plus ou moins active. C'est ainsi que j'ai expliqué comment on passe insensiblement, par un processus général que la tachygénèse modifie progressivement, *du cœur formé de deux ébauches hypoblastiques paires*, détachées des tubes épicardiques chez les Polyclinidés et les Clavelines, au cœur des Botryllidés et de certaines Ascidies simples, qui se constitue d'emblée par *un diverticule impair* issu de la cavité entérique, sans participation des tubes épicardiques.

Néanmoins, si féconde que soit cette conception de l'*accélération embryogénique*, je crois qu'il y aurait intérêt, chez les formes bourgeonnantes, à en restreindre la signification et à introduire, à côté de cette notion de la tachygénèse, celle de la *précocité* de la blastogénèse. Celle-ci s'annonce en effet à un âge très variable chez les différentes espèces, depuis le Pyrosome qui bourgeonne à l'état embryonnaire, jusqu'à l'Amarouque qui ne sectionne son prédoncule que lorsqu'elle est fixée et complètement développée. D'autre part, dans chaque individu, l'organogénèse peut s'édifier d'une façon lente et normale ou bien avec une plus grande rapidité, et dans ce dernier cas, la suppression plus ou moins complète de certains stades évolutifs constituerait la tachygénèse proprement dite. Ainsi, la blastogénèse des Botrylles commence beaucoup plus tard que chez les Diplosomes; mais leur cœur se détache d'emblée de la cavité entérique par l'effet d'une tachygénèse active, tandis que celle-ci est absolument nulle pour ce qui concerne le développement du cœur des Diplosomes, lequel se constitue par le processus normal de deux ébauches hypoblastiques paires. Inversement, la cavité entérique des Botryllidés se forme normalement, tandis que celle du premier blastozoïde des Diplosomes se forme presque par dédoublement de celle de l'oozoïde, en vertu d'une accélération embryogénique très marquée.

Là ne se bornent pas les conclusions de mes recherches sur l'évolution générale des Synascidies. Elles montrent encore que la vieille notion des *générations alternantes*, qui porte plutôt sur des discussions de mots que sur des faits, doit être abandonnée, et que le bourgeonnement ne peut pas être regardé comme un mode particulier de reproduction. Le bourgeon n'est pas autre chose que la continuation de son progéniteur qui lui cède les tissus proliférateurs dont il a besoin pour ébaucher ses organes, ou bien même des organes déjà tout différenciés; c'est ainsi que l'ectoderme du bourgeon est tout formé; la cavité entérique s'isole d'emblée, par le sectionnement du pédoncule chez les Polyclinidés, ou par un diverticule de la cavité péribranchiale chez les Botryllidés; mais *la continuation des éléments sexuels du parent chez les bourgeons*, telle que je l'ai généralisée chez les Synascidies, est surtout particulièrement intéressante à cet égard: les processus de l'organogénèse chez les blastozoïdes se trouvent, par suite, nécessairement différents de ceux de l'oozoïde tout au début, et mes recherches auront contribué dans une large mesure à faire connaître ces variations.

II

Les résultats précédents sur l'évolution générale des Synascidies, me conduisirent tout naturellement à chercher la solution d'un certain nombre de questions physiologiques ou biologiques indispensables pour établir, aussi complètement que possible, l'histoire de la vie coloniale de ces Synascidies. Dans plusieurs autres séries de travaux, je pus suivre pendant plusieurs mois l'évolution de larves et de jeunes colonies que j'avais réussi à faire vivre sur des lames porte-objets, et que je pouvais par conséquent observer au microscope sur leurs deux faces. Ce procédé d'investigation, qui n'avait jamais encore été employé, me donna des résultats absolument remarquables. Non seulement il me permit de confirmer et de compléter sur de nombreux points les lois de la blastogénèse telles que j'étais arrivé à les formuler dans mes recherches antérieures à l'aide d'une méthode toute différente, mais je pus faire en outre sur ces colonies toute une série d'observations biologiques qui vinrent très heureusement compléter l'histoire de leur évolution.

J'établis, dans une série de 18 planches, *la succession et la durée précise* des différentes générations qui apparaissent dans le cormus, ainsi que le *développement complet de l'appareil circulatoire colonial* à partir de celui de la larve; puis le *fonctionnement du cœur* et le *mécanisme de la circulation coloniale*, *l'histolyse* des éléments provenant de la désagrégation des ascidiozoïdes morts et leur répartition dans l'ensemble des vaisseaux coloniaux, le *mécanisme de la pigmentation*, la *simultanéité de la reproduction agame* et de *la reproduction sexuée* pendant l'été, enfin la *multiplicité des pontes de larves* chez une même colonie pendant la belle saison.

Tous ces résultats entièrement nouveaux et pour la plupart d'ordre physiologique, constituent, avec mes recherches embryogéniques antérieures, l'histoire aussi complète que j'ai pu la faire de l'organisation et de la vie coloniale des Botryllidés.

Mais certains de ces résultats, ceux qui concernent en particulier *la physiologie du cœur, l'histolyse et la pigmentation*, dépassent même de beaucoup le cadre des Tuniciers au sujet desquels ils ont été acquis, et ont une portée beaucoup plus générale sur laquelle je ne puis me dispenser de dire quelques mots.

En premier lieu, ceux que j'ai obtenus sur la physiologie du cœur sont particulièrement intéressants, parce qu'ils conduisent à admettre sans réserve la *théorie myogène* des pulsations cardiaques que plusieurs physiologistes ont formulée dans ces dernières années chez les Vertébrés. Quand les ascidiozoïdes d'une génération quelconque ont terminé leur évolution et entrent en régression, *leurs cœurs conservent leur vitalité et continuent encore à battre comme celui des insectes pendant la nymphose.* Au même moment, chez les bourgeons qui vont remplacer les anciens et qui sont cependant encore très incomplètement développés, *on voit les cœurs entrer de leur côté en activité fonctionnelle*; et tous ces cœurs, jeunes et vieux, associent leurs contractions pour chasser dans le torrent circulatoire et dans le corps de la nouvelle génération d'ascidiozoïdes, l'énorme masse des éléments en histolyse produite par la désagrégation des individus morts. Peu à peu les contrac-

tions des plus anciens s'espacent, et ils finissent par s'arrêter vers le troisième ou le quatrième jour, alors qu'il ne reste pour ainsi dire plus rien des anciens ascidiozoïdes auxquels ils appartenaient.

Or, si l'on tient compte que les cœurs des ascidiozoïdes morts ont absolument perdu toute connexion nerveuse, parce qu'ils sont entièrement plongés dans l'intérieur d'une masse d'éléments en histolyse, on arrive forcément à cette conclusion que *la persistance de leurs contractions, dans de semblables conditions, ne peut être due qu'à l'excitation directe de leurs éléments contractiles par le liquide sanguin, et non à des réflexes nerveux.*

La théorie myogène des pulsations cardiaques défendue chez les Vertébrés par Engelmann, Gaskel, Fano, Portier, et qui attribue les contractions aux propriétés de la fibre musculaire elle-même, trouve ainsi une confirmation frappante dans les processus physiologiques du cœur des Tuniciers, proches parents des Vertébrés.

La précocité des battements cardiaques qui s'annoncent chez les très jeunes bourgeons alors qu'ils n'ont probablement pas acquis leurs relations nerveuses, est encore à rapprocher des observations de Fano, qui a vu le cœur embryonnaire des Oiseaux entrer en mouvement alors qu'il ne possédait encore aucune cellule ganglionnaire ni aucune connexion nerveuse avec le sympathique.

En second lieu, *l'étude de l'histolyse des ascidiozoïdes en régression m'a conduit à la découverte de l'origine et des propriétés fondamentales des granules pigmentaires.*

J'ai démontré d'abord que les organes des individus morts se désagrègent et que les éléments provenant de cette dissociation sont entraînés, dans l'espace de 4 ou 5 jours, dans tout le torrent circulatoire colonial, ainsi que chez les jeunes ascidiozoïdes en voie de développement pour lesquels ils constituent partiellement une réserve de matériaux nutritifs; puis j'ai étudié le mécanisme intime de l'histolyse. Malgré de très minutieuses recherches, *je n'ai jamais trouvé de cas nets de phagocytose normale,* et je suis obligé de convenir que si ce processus existe chez les Synascidies, il est certainement loin de jouer un rôle prépondérant dans les phénomènes d'histolyse.

Caullery l'a cependant décrit chez les larves de *Distaplia*; mais l'existence d'une phagocytose typique chez les larves des Tuniciers n'a rien que de très vraisemblable, parce que les amybocytes n'ont en somme qu'à phagocyter la somme relativement faible des éléments de la chorde ou du ganglion larvaire ; tandis qu'au contraire, il apparaît bien que dans les conditions particulières où se trouvent les colonies âgées au moment des régressions, les amybocytes doivent être manifestement insuffisants pour faire disparaître en quelques jours l'énorme masse de tissus en histolyse qui résultent de la régression d'une génération toute entière.

Mes résultats sur cette question s'accordent parfaitement avec ceux de plusieurs autres zoologistes, Henneguy, Kellog, Anglas, Vaney, etc., dont les recherches ont porté sur différents autres groupes d'animaux, pour restreindre le caractère de généralité qu'on a voulu attribuer dès le début au phénomène de la phagocytose normale, dont la conception s'est montrée cependant si féconde dans le domaine pathologique.

Chez les ascidiozoïdes des Botryllidés et des Distaplia, l'histolyse se fait par un processus tout à fait particulier, *par une sorte de nécro-*

biose chimique: la substance nucléaire disparait en premier lieu excepté la membrane, le protoplasme se teinte uniformément par le carmin et ne tarde pas à présenter de petites granulations pigmentaires de 1 mm. environ, dont le nombre va sans cesse en croissant jusqu'à la disparition complète des parois nucléaires et cellulaires. L'élément histolysé se résout ainsi finalement *en une substance liquide qui s'ajoute au plasma sanguin de la colonie, et en granules pigmentaires.*

Ceux-ci sont doués de *mouvements extrêmement rapides* dans l'intérieur des globules ou *chromocytes* qui les renferment; ils circulent librement dans les cavités sanguines une fois que les parois des chromocytes sont liquéfiées, et arrivent à pénétrer jusque dans les larves, rappelant ainsi certains phénomènes de contagion microbienne chez l'embryon humain.

Les colorations si vives des Botryllidés, des Distaplia et d'autres Synascidies sont uniquement dues à une accumulation de semblables granules dans les cavités sanguines, et j'ai montré qu'elles ne peuvent plus être utilisées pour la spécification, parce qu'elles varient incessamment avec la proportion des éléments en histolyse.

Ces granules sont formés d'une substance albuminoïde imprégnée de matières colorantes diverses. Non seulement ils sont mobiles, mais ils sont encore doués, pendant quelque temps après leur formation, *d'une vitalité particulière que j'ai mise en évidence par des cultures sur sérum et sur gélatine.* Leur vitalité s'atténue progressivement à mesure que leur différenciation s'accuse et qu'un chimisme spécial les imprègne de matières colorantes.

Tels sont les résultats entièrement nouveaux auxquels m'ont conduit mes recherches sur l'histolyse des ascidiozoïdes en régression. Les mouvements des granules ne sont pas toujours exclusivement des mouvements browniens; les radiations lumineuses peuvent être capables de les produire à elles seules par l'effet de la pression que la lumière exercerait sur les corps qu'elle frappe, d'après la théorie électro-magnétique de Maxwell; mais le seul critérium de la vitalité momentanée de ces granules est fourni par les cultures que j'en ai obtenues; le sublimé, le formol, une température de 170°, ne suspendent pas leurs mouvements, mais suppriment totalement leur faculté de multiplication. Les pigments visuels ne m'ont jamais donné de cultures.

Ainsi donc j'ai fourni la démonstration que certains granules pigmentaires sont momentanément vivants, et sont par conséquent assimilables aux chromoleucites des végétaux. Je suis même porté à croire que les radiations lumineuses qu'ils absorbent constituent une source d'énergie indispensable aux phénomènes vitaux des ascidiozoïdes, car j'ai vu des jeunes colonies de *Botrylloïdes rubrum* s'atrophier progressivement par un séjour à l'obscurité, puis reprendre leur activité à la lumière. Il ne serait pas donc vrai, comme le dit Eisig, que les granules pigmentaires sont toujours des déchets inutilisables. N'a-t-on pas vu tout récemment, chez une espèce d'Hématozoaire, les granules pigmentaires du macrogamète prendre des mouvements extrêmement vifs au moment de la pénétration du microgamète, mouvements qui sont peut-être liés à quelque phénomène biologique important qui nous échappe encore.

Mes recherches sur la pigmentation des Tuniciers ont encore eu

pour conséquence de me pousser à une incursion dans le domaine de la physiologie de la vision.

Après P. Carnot qui avait constaté les mouvements des pigments mélaniques, j'avais observé à mon tour que les granules pigmentaires de tous les organes visuels, quel que soit le degré de complication anatomique de ceux-ci, sont sans cesse animés de mouvements très rapides comme ceux des Botryllidés, et je me suis demandé si ces mouvements n'avaient pas quelque rapport avec l'excitation lumineuse produite sur les cellules visuelles.

Depuis les belles recherches de Raphaël Dubois sur la fonction photodermatique du siphon de la pholade, et depuis que Charpentier par ses nombreux et brillants travaux sur la vision, a démontré expérimentalement l'existence indéniable des vibrations rétiniennes, leur mode de propagation et leur vitesse, on se trouve naturellement porté à regarder la vision comme la conséquence d'un ébranlement mécanique porté sur les terminaisons nerveuses périphériques. Mais comment se fait cet ébranlement? Sans doute l'excitation lumineuse est capable de s'exercer directement sur les particules protoplasmiques et de provoquer leurs mouvements, ainsi que cela a été observé sur les Myxomycètes et les Amibes, et plus récemment par d'Arsonval sur la fibre musculaire.

Mais, d'après Charpentier, les vibrations rétiniennes ne sont pas et ne peuvent pas être de même ordre de fréquence que celles de la lumière; « tout démontre, dit ce savant physiologiste, que la lumière n'agit pas d'une façon directe, immédiate sur le nerf optique, mais qu'elle provoque une excitation secondaire d'un autre ordre, chimique ou mécanique, qui est seule efficace. »

Est-ce que les granules pigmentaires, que j'ai toujours vus animés de mouvements extrêmement rapides dans tous les organes visuels sans exception, ne seraient pas précisément cet intermédiaire que Charpentier dit exister certainement entre la lumière et la fibre nerveuse? Car enfin est-il bien certain que ces granules, dont la présence est constante chez tous les yeux nettement différenciés, même chez les albinos [H. M. Henry], n'ont pas réellement quelque rôle prépondérant? Les travaux récents sur la vision les relèguent toujours au second plan, parce que Hesse, Apathy, Théodore Beer, ont décrit chez les Lombrics et les Hirudinées des cellules visuelles isolées *(Photora, Photirzellen)* où le pigment fait absolument défaut, et qu'il ne serait plus vrai de dire comme Charpentier autrefois: pas d'éléments visuels sans pigment dans la série animale.

Mais il n'apparaît nullement que les trois auteurs dont je viens de parler aient donné la preuve que leurs *photirzellen* soient réellement des éléments visuels, et au dernier Congrès international de Zoologie à Berlin, Apathy lui-même a commencé à faire quelques réserves à ce sujet. J'ai donc émis à mon tour l'hypothèse *que les granules pigmentaires de l'œil empruntent leur énergie à la lumière sous forme d'un mouvement vibratoire qu'ils transmettent aux cônes et aux bâtonnets avec lesquels ils sont en contact;* l'ébranlement moléculaire ainsi reçu par les cellules visuelles n'a plus qu'à se propager ensuite le long du nerf optique jusqu'aux centres nerveux encéphaliques. La totalité de l'énergie lumineuse ne serait d'ailleurs pas intégralement transmise au nerf optique; une certaine partie représenterait la *force perdue* qui, d'après Charpentier, est nécessaire pour la mise en branle de la sensibilité lumineuse.

Je n'ai jamais réussi à obtenir des cultures de granules pigmentaires de l'œil; mais leurs mouvements trouvent leur explication dans l'énergie lumineuse qu'ils absorbent. Pour la vision des couleurs, il suffirait d'admettre qu'il existe différentes catégories de granules, capables d'être mises en branle respectivement par des rayons d'une longueur d'onde déterminée.

L'hypothèse que j'ai émise, et que je soumets à l'examen des spécialistes, n'en est qu'une de plus ajoutée à beaucoup d'autres sur cette question si complexe et si délicate de la vision, laquelle s'accompagne certainement en outre de phénomènes physico-chimiques, qui seuls peuvent rendre compte des manifestations électriques que Dewar et Chatin ont observées depuis longtemps dans l'œil.

III

Je passe maintenant à un ensemble de recherches embryogéniques que j'ai poursuivies chez différentes autres familles de Synascidies et chez certaines Ascidies simples. Mon but était d'arriver à établir les lois générales de l'évolution des différentes ascidies composées, Diplosomidés, Polyclinidés, Distomidés, etc., comme je l'avais fait précédemment pour les Botryllidés ; il y avait intérêt, d'autre part, à rechercher quel degré de généralité pouvaient présenter les processus organogéniques que j'avais décrits chez ces Botryllidés, ou quelles variations l'accélération embryogénique pouvait y avoir introduites.

Pour le moment, je n'ai encore traité que la partie embryogénique de ce plan d'études. Mes recherches ont porté sur *le développement des oozoïdes et des bourgeons de la famille des Polyclinidés, sur le développement de deux espèces d'Ascidies simples, sur la transmission des éléments sexuels maternels chez les bourgeons des Polyclinidés et des Diplosomidés, et enfin sur l'embryogénie de la larve singulière des Diplosomes.*

Cette larve est formée, à l'éclosion, de deux ascidiozoïdes soudés l'un à l'autre, présentant tous les deux le même développement, et bourgeonnant l'un et l'autre pour former la nouvelle colonie. Ses processus évolutifs sont fort bizarres et les dédoublements ou les connexions d'organes qui s'y produisent en rendent l'étude extrêmement difficile; l'embryon primitif, une fois sa cavité entérique constituée, paraît se scinder en deux autres équivalents, qui évoluent ensuite isolément tout en restant reliés par les deux estomacs et les deux intestins. Je confirmai le développement de la double cavité branchio-intestinale telle que l'avait déjà décrite Salensky ; en outre, je complétai plusieurs points très importants qui avaient échappé au naturaliste russe et qui montrèrent la véritable interprétation qu'il convient de donner à cette singulière larve ; je trouvai que *la larve forme les ébauches de ses bourgeons avant l'éclosion* et que ceux-ci se développent par le processus normal spécial à ces Synascidies, c'est-à-dire à l'aide de trois tronçons distincts qui naissent séparément en des points différents du corps du progéniteur, puis se soudent ultérieurement pour former un nouvel ascidiozoïde entier. J'établis *l'origine du cœur*, et je mis en relief l'existence, dans la chorde dorsale, d'un prolongement de la cavité entérique primitive dont l'importance phylogénétique est capitale, parce

qu'il représente évidemment un reste du tube digestif de la forme ascidienne primitive, *chez laquelle ce tube aurait eu, par conséquent, une forme allongée et parallèle à la chorde dorsale.*

Enfin la comparaison des processus embryogéniques de cette larve avec ceux de la larve des Didemnidés, qui n'est formée que d'un ascidiozoïde à l'éclosion et dont la blastogénèse est beaucoup plus lente, mais surtout l'étude très précise que je fis du développement du système nerveux chez la larve double, nous permirent à M. Perrier et à moi, d'interpréter cette dernière comme le simple résultat d'une tachygénèse intense, s'annonçant dès la formation de la cavité entérique de l'embryon, et non comme le produit d'une bipartition embryonnaire très précoce, comme l'avançait Salensky.

Quant aux autres Synascidies et aux Ascidies simples dont j'ai étudié également l'organogénèse, elles m'ont fourni des résultats non moins nombreux et non moins intéressants. Parmi les faits nouveaux, j'en citerai trois qui sont particulièrement importants au point de vue de la blastogénèse et de l'embryogénie comparées : j'ai généralisé l'*existence des tubes épicardiques* et montré les différentes façons dont ils se comportent dans la blastogénèse ; *j'ai démontré la non homologie de l'organe vibratile avec l'hypophyse des Vertébrés*, qui était admise depuis les recherches de Van Beneden, et *établi par contre l'homologie des processus embryogéniques du cœur chez les Tuniciers et les Vertébrés.*

Les *tubes épicardiques* sont des formations caractéristiques des Tuniciers, dont Van Beneden et Julin ont précisé, les premiers, la genèse et le rôle dans la formation du cœur (Claveline). Ils prennent également une part importante dans la formation des bourgeons chez la plupart des Synascidies. Kovalewsky, le premier, avait montré chez les Amarouques que ces deux tubes se détachent de la cavité entérique primitive, et qu'ils se fusionnent en un long canal qui parcourt tout le postabdomen, puis se segmente ultérieurement en tronçons qui deviennent autant de nouveaux bourgeons.

J'ai généralisé l'existence de ces tubes épicardiques, non seulement chez les Synascidies, mais je les ai fait connaître le premier chez les Ascidies simples [*Ascidia villosa, Cynthia morus*] qui sont cependant des formes non bourgeonnantes. J'ai montré certaines variations de leurs processus embryogéniques et les différentes manières dont ils se comportent dans la blastogénèse. Cela se résume dans quatre cas :

1° Chez les *Polyclinidés* (Amarouques et Circinalium), j'ai confirmé le processus décrit par Kovalewsky ; l'épicarde se sectionne en travers et *chaque tronçon constitue d'emblée toute la cavité branchio-intestinale d'un nouveau bourgeon.*

2° Chez les Diplosomidés, la faculté blastogénétique de l'épicarde est déjà un peu plus réduite ; j'ai trouvé en effet que les deux individus qui constituent la larve double à l'éclosion, engendrent chacun un bourgeon à l'aide de leur épicarde, *mais ce bourgeon ne deviendra que la branchie et l'œsophage d'un nouvel individu* ; le reste du corps de ce dernier, estomac et intestin, provient du bourgeonnement qui se produit sur d'autres parties du corps du parent.

3° Chez les Botryllidés, où j'ai été le premier à retrouver les formations épicardiques, j'ai montré qu'au lieu de s'isoler complètement de la cavité entérique du parent comme chez les formes précédentes, elles restent

en communication avec les sacs péribranchiaux; et par suite de la fixation du Botrylle par sa face ventrale endostylaire, l'intestin se recourbe en anse, refoule les deux tubes épicardiques dont il se coiffe à la façon d'une mésentère, *et leur fait perdre leur faculté blastogénétique primitive*. Celle-ci s'est reportée par suite un peu plus haut, sur la paroi péribranchiale qui est de même origine que l'épicarde, et c'est ce qui explique la position des bourgeons sur les flancs de la branchie du progéniteur.

4° Enfin, chez les Ascidies simples [*Ascidia Villosa, Cynthia morus*] où j'ai été également le premier à faire connaître les tubes épicardiques, (confirmés tout récemment par Damas chez les Ciones), ceux-ci se développent exactement comme chez les Botryllidés et forment de même une sorte de mésentère autour de l'intestin; mais la faculté blastogénétique qu'ils ont perdue ne s'est transposée nulle part ailleurs, et ces formes ne sont pas bourgeonnantes, sauf toutefois chez une Cynthiadée, d'après Ritter.

L'épicarde, homologue du stolon des Salpes, subit donc chez les Tuniciers fixés une régression graduelle dans sa propriété blastogénétique, régression qui est d'autant plus accentuée que les formes auxquelles il appartient subissent elles-mêmes une plus grande différenciation dans leur organisation interne, par suite d'une fixation plus ancienne.

Les processus du développement du cœur des Tuniciers sont non moins intéressants par les rapports qu'ils présentent avec ceux des Vertébrés. Plusieurs ascidiologues ont décrit le cœur de différents Tuniciers comme dérivant d'un amas de cellules mésodermiques, influencés peut-être par le processus qui était alors généralement admis chez les Vertébrés. Van Beneden et Julin, après avoir d'abord partagé cette opinion, ont trouvé au cœur une origine endodermique [Claveline]: les deux sacs épicardiques dérivés de la cavité entérique se soudent par leurs extrémités inférieures, et la portion commune laisse détacher un sac clos ou *péricarde*, dont la paroi s'invagine ensuite pour former la cavité cardiaque.

J'ai montré à mon tour qu'une telle formation du cœur aux dépens de deux ébauches hypoblastiques paires doit être regardée comme un processus général, car je l'ai retrouvée chez les blastozoïdes des *Polyclinidés* [Amaroucium et Circinalium] ainsi que chez la larve des *Diplosomidés*, où Salensky avait décrit le cœur comme une formation mésenchymateuse.

Mais chez les larves et les bourgeons des *Botryllidés*, ainsi que chez certaines Ascidies simples [*Ascidia villosa, Cynthia morus*], j'ai démontré que le cœur se détache directement du sac entérique primitif, sans participation des tubes épicardiques; Willey et Damas, de leur côté, l'ont vu se former par deux extroflexions paires ou *vésicules procardiques* de la cavité entérique [*Cione*], tandis que Julin l'a vu se détacher uniquement du tube épicardique droit chez les *Distaplia*.

Tous ces processus différents que certains ascidiologues voudraient voir uniformiser et qu'ils sont tentés de considérer comme des erreurs d'observation, trouvent à mon avis leur explication naturelle et leur enchaînement normal dans un simple effet de la tachygénèse:

Je regarde comme processus normal de la formation du cœur la soudure de deux ébauches endoblastiques paires, qui se détachent des

tubes épicardiques comme chez les *Clavelines* (Van Beneden et Julin), les *Polyclinidés et les Diplosomidés* (Pizon).

Chez les Ciones (Willey), dès que les deux ébauches des sacs épicardiques [*vésicules procardiques*] ont apparu, elles se soudent immédiatement pour former le sac épicardique par intervention tachygénétique, et ce n'est qu'ensuite que les deux tubes épicardiques reprennent leur accroissement (Damas).

Enfin chez les *Botryllidés*, les *Ascidia villosa* et les *Cynthia morus* (Pizon), l'accélération embryogénique est encore plus accusée; les deux vésicules procardiques ne se différencient plus, ou plutôt elles apparaissent d'emblée sous la forme d'un sac unique ou péricarde, qui s'isole de la cavité entérique, tandis que les deux tubes épicardiques se développent ensuite indépendamment, à droite et à gauche.

Si le cœur des *Distaplia* (Julin) ne se forme qu'aux dépens du tube épicardique droit, c'est que celui de gauche, par suite d'une notable accélération de la blastogénèse, s'emploie de très bonne heure à constituer le premier bourgeon de la larve et laisse son symétrique libre.

J'insiste à ce point sur l'évolution du cœur des Tuniciers, parce que sa double ébauche hypoblastique conduit à des rapprochements très suggestifs avec l'origine de cet organe chez les Vertébrés. Tandis qu'il a été longtemps admis sans conteste que le cœur des Vertebrés dérivait d'un amas mésenchymateux impair, Rabl, Schwinck, Houssay et Brachet, concluent aujourd'hui à son origine hypoblastique chez les Batraciens, et Houssay attribue même sa formation à deux ébauches symétriques qui se soudent ultérieurement. Etant donnée la parenté entre les Tuniciers et les Vertébrés, l'importance de l'identité des processus embryogéniques du cœur chez les deux embranchements n'échappera à personne, et l'ébauche impaire qui a été vue chez la plupart des Vertébrés n'est évidemment, comme chez certains Tuniciers, que le résultat d'une tachygénèse active.

Enfin j'ai également fait connaître le premier, chez les blastozoïdes des Synascidies, *les processus du développement de l'organe vibratile*, tube cilié qui s'ouvre dans la cavité branchiale, à la base du siphon, et se termine postérieurement par une petite masse glandulaire d'aspect variable. Van Beneden et Julin avaient été les seuls qui eussent étudié auparavant l'embryogénie de cet organe énigmatique [Claveline], et j'ai établi que la conception qu'ils en avaient donnée est inexacte, parce qu'ils n'avaient observé que les stades ultimes de son développement.

Mes recherches ont porté sur différentes espèces appartenant à cinq familles de Synascidies et mes résultats ont été confirmés ultérieurement par Oka, Hjort et Caullery. Les larves des différentes Ascidies simples et des Synascidies sur lesquelles j'ai ensuite porté mes investigations, ont présenté les mêmes processus généraux, avec cette particularité toutefois que le tube de l'organe vibratile s'ouvre temporairement dans la vésicule sensorielle, qu'il trouve sur son passage ; mais quelques autres ascidiologues regardent l'organe vibratile de la larve comme un simple reste de cette vésicule sensorielle.

Quoi qu'il en soit de ce point litigieux, il n'en est pas moins résulté de mes recherches que l'*organe vibratile a cessé d'être regardé comme l'homologue de l'hypophyse des Vertébrés*, ainsi que cela était admis antérieurement à la suite d'observations incomplètes de Van Beneden

et Julin sur la Claveline. Sa physiologie s'est trouvée également un peu éclairée, parce que j'ai vu son extrémité glandulaire s'atrophier progressivement dans le cours de la vie de l'ascidiozoïde, ce qui m'a fait penser qu'il n'est peut-être que le reste d'un organe ancestral qui est en voie de disparition chez les formes actuelles.

Toutes ces recherches ont eu pour résultat non seulement de nous faire connaître des processus embryogéniques que nous ignorions encore chez les Synascidies, mais elles ont contribué dans une large mesure à établir *la véritable signification qu'il faut attribuer à la blastogénèse.* Ce mode de multiplication est assurément distinct de la reproduction par œufs : la continuation de certains tissus prolibérateurs du parent chez ses bourgeons, *ou même d'ébauches déjà différenciées,* en particulier la continuation de l'ectoderme, des glandes génitales, de la vésicule entérique et peut-être même des éléments nerveux, montre assez que le bourgeon doit être regardé tout simplement comme la continuation directe et plus ou moins accélérée de son ascendant, qui lui envoie de la sorte des ébauches plus ou moins complétes, arrivant à reconstituer des organes identiques. Une fois que la vésicule entérique du bourgeon est constituée, il est d'ailleurs tout naturel de la voir évoluer ultérieurement, dans la plupart des cas, comme celle de la larve, puisque le but final à atteindre est le même, exception faite, bien entendu, des organes essentiellement larvaires, comme la chorde et la vésicule sensorielle.

Enfin ces mêmes recherches embryogéniques m'ont révélé un rapprochement inattendu entre la vésicule entérique des bourgeons de Synascidies et celle des Crinoïdes, qui envoie un certain nombre de diverticules (vésicules péritonéales, vésicule aquifére, axe péritonéal), homologues des sacs péribranchiaux, de l'organe vibratile et des sacs épicardiques formés par la vésicule entérique des Synascidies.

« Les transformations que subit la vésicule endodermique, son rôle dans la formation du tube digestif, du sac péribranchial, de l'organe vibratile et des tubes épicardiques, établissent entre les larves ou les bourgeons d'Ascidies et les larves d'Echinodermes, une ressemblance aussi frappante qu'inattendue. Etant donnée la parenté qui, suivant un grand nombre de zoologistes, existerait entre les Tuniciers et les Vertébrés, l'identité d'évolutions des Tuniciers et des Echinodermes, constatée par M. Pizon, nous met en présence d'une alternative dont les deux termes sont également importants : ou bien on doit admettre entre les Vertébrés et les Echinodermes une parenté qui jusqu'ici n'a rencontré que peu de créance, ou bien les processus embryogéniques n'ont pas, au point de vue de la détermination des affinités zoologiques, toute la valeur qu'on leur attribue ». (1)

Sans doute, depuis l'époque où j'ai publié ces premiers travaux, bien des faits sont venus restreindre l'importance que l'on attribuait primitivement aux processus embryogéniques pour la détermination des affinités zoologiques ; mais je dois rappeler cependant que si la question de parenté entre les Echinodermes et les Tuniciers, soulevée par mes recherches, n'est pas encore complètement résolue, plusieurs zoologistes, à l'exemple de Roule, réunissent maintenant les Echinodermes et les Chordés dans un même embranchement, les *Entérocœlomiens* ; et le

(1) Edmond Perrier. Rapport sur l'attribution du prix Serres. (*Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences, 18 décembre 1893*).

paléontologiste Cope classe aujourd'hui dans les Tuniciers certains fossiles qui avaient été regardés d'abord comme des Crinoïdes.

IV

Il me reste maintenant à dire quelques mots de mes recherches fauniques sur les côtes de France, et de mes travaux d'anatomie systématique sur la collection des Tuniciers du Muséum, dont mon ancien maître, M. Edmond Perrier, m'a fait l'honneur de me confier l'étude.

La nécessité de rechercher à la mer et de déterminer les matériaux sur lesquels portaient mes recherches embryogéniques ou biologiques, m'amena tout naturellement à collectionner les Tuniciers et à compléter la faune ascidienne de nos côtes. De 1889 à 1896, je fus un des travailleurs assidus du laboratoire de Saint-Vaast, et j'y séjournai particulièrement de longs mois pendant les années 1890 et 1891, alors que je faisais mes recherches sur la blastogénèse des Botryllidés ; j'y récoltai en même temps les Tuniciers de la haie, qui y sont très nombreux et très divers.

Depuis 1896, je ne suis pas retourné à cette station, pour les cuisants souvenirs qu'elle me rappelle ; ma femme qui m'avait servi de préparateur pendant mes premières recherches et avait découvert le dimorphisme des larves des Didemnidés, y fut brutalement frappée à cette époque d'une hémiplégie dont elle ne devait malheureusement pas se relever.

Je repris dans la suite mes recherches fauniques sur d'autres points de la Manche et de l'Océan, en particulier sur les côtes de la Loire-Inférieure et de la Vendée, que j'avais déjà explorées à plusieurs reprises quand j'étais attaché au Lycée de Nantes ; je parcourus ensuite la partie occidentale du département de la Manche, fis quelques dragages dans la baie de Cancale et explorai les îles Chausey, où m'attiraient les relations des voyages qu'y avaient faits autrefois Audouin et Milne-Edwards, puis de Quatrefages.

Mon premier soin fut de rechercher le fameux *Sacaviron*, espèce de vallée profonde encaissée entre les deux îles les plus occidentales de l'archipel, accessible seulement aux plus grandes marées, et dont l'incomparable richesse faunique avait arraché autrefois des cris d'admiration à de Quatrefages.

A cinquante ans de distance, je goûtai à mon tour le même émerveillement. L'ascidiologue qui aborde au Sacaviron deux heures avant la basse mer, à l'époque des grandes marées d'août ou de septembre, alors que le chenal est encore parcouru par un ruisseau limpide, s'arrête, ravi, devant le prodigieux épanouissement des Tuniciers multicolores : les Diplosomoïdes garnissent, de leurs branches indéfinies de corail, les algues longuement rameuses et vierges du contact de la faux des barilleurs (1) ; les Didemnum fauves, les Leptoclines laiteux ou écarlates, les Diplosomes cristallins, les Botrylles jaunes, bruns, verts ou bleus, les Aplidiums en innombrables groseilles blanches, couvrent, dans un entremêlement de vie sauvage, des forêts entières d'Halidrys gigantesques dont les dernières frondaisons ont lutté en vain contre l'invasion, et s'inclinent maintenant, résignées, sous la caresse du flot transparent qui s'écoule.

(1) Les barilleurs étaient des pêcheurs de la côte qui allaient autrefois s'installer aux îles Chausey à certaines époques de l'année pour y couper le varech, le brûler et en extraire de la soude.

Plus au fond, les mêmes colonies, dans leur rage de vivre, ont pris possession des plaques rocheuses qui ont dévalé de la rive, et s'y épanouissent en larges mosaïques jaunes, bleues, vertes, écarlates, qui chevauchent les unes sur les autres dans une perpétuelle lutte fratricide.

A droite et à gauche, d'énormes rochers surplombent, le dessous garni d'un épais tapis de *Cynthies* et de *Styelopsis* roses, grimpées les unes sur les autres, et disparaissant par endroits sous un grouillement de bêtes de toutes sortes qui s'agitent, surprises par le retrait de la vague qu'elles réclament.

Et plus bas, enfin, sur les plages sableuses qu'encadrent des prairies de zostères maintenant affaissées, s'étalent de véritables champs de Molgules anourelles en place, impuissantes devant le ruisselet qui les désagrège, les roule et les emporte, pareilles à d'innombrables œufs qu'auraient échappés des bandes d'oiseaux de mer en mal de pondaison.

L'ascidiologue reste en admiration ; il veut tout voir et tout emporter ; et quand, le lendemain, il ne retrouve plus dans ses bocaux que de chétifs échantillons flétris et décolorés, il reprend inconsciemment le chemin du Sacaviron, s'assied sur une roche qui surplombe, et comme la veille se perd en extase devant les merveilles croissantes que le flot lui découvre.

J'explorai les îles Chausey à trois reprises différentes ; la dernière fois, ce fut aux grandes marées d'août 1899, où, sur le désir que m'en avait exprimé mon ancien maître, je servis de cicérone aux zoologistes du laboratoire de Saint-Vaast, au nombre d'une dizaine, conduits par M. Perrier lui-même.

Dans toutes ces excursions j'ai recueilli un grand nombre de Tuniciers, trouvé l'habitat de certaines formes rares et décrit quelques formes nouvelles. Sur ces entrefaites mon maître, M. Perrier, me confia l'étude de l'importante collection des Tuniciers du Muséum, comprenant un grand nombre de spécimens rapportés d'un peu partout par les différents voyageurs et occupant près de 500 bocaux.

Depuis deux ans, j'ai terminé l'étude de la famille des Molgulidées, par laquelle j'avais commencé à cause des recherches embryogéniques que je poursuivais alors sur ces Tuniciers. A l'heure actuelle, je fais la révision de la famille des Cynthiadées, dans laquelle j'ai fait connaître le nouveau genre *Polycarpoides* que j'ai trouvé sur les côtes de Granville.

Les Ascidies de la faune française sont d'ailleurs extrêmement peu nombreuses dans la collection du Muséum ; je les complète à la révision de chaque groupe, en puisant dans les spécimens de ma propre collection ; de plus, Hartmeyer de Berlin et Michaelsen de Hambourg, qui font en ce moment l'étude des Tuniciers des Muséums de ces villes, m'ont fait la promesse d'échanges qui viendront encore très heureusement enrichir les collections du Muséum de Paris.

*
* *

La détermination des Molgulidées, comme de la plupart des autres Ascidies, nécessite l'étude complète de leur anatomie, parce que les caractères externes fournis par la tunique et les siphons sont manifestement insuffisants pour en établir la systématique, en présence des nombreuses variations morphologiques internes.

L'ensemble des recherches anatomiques et systématiques auxquelles je me suis livré sur les Molgulidées de la collection du Muséum et sur celles des côtes de France, m'a conduit à un certain nombre de conclusions phylogénétiques importantes :

Les Molgulidées sont certainement les Tuniciers les plus hautement différenciés : le rein toujours bien localisé, les glandes digestives, les organes génitaux enfermés dans l'épaisseur du manteau, la musculature relativement puissante, et surtout la très grande complication de la branchie et des capillaires sanguins qui l'irriguent, sont autant de caractères qui doivent les faire regarder comme les Tuniciers pourvus de l'organisation la plus complexe, immédiatement au-dessus des Cynthiées et des Bolténinées.

Toutefois, malgré leur haute différenciation, ce ne sont pas ces formes qui doivent servir de comparaison dans la recherche des liens de parenté des Tuniciers avec les groupes voisins : *la complication d'une Molgule ou d'une Cynthia est en effet un phénomène tout à fait secondaire,* conséquence d'une longue adaptation à la vie sédentaire qui a amené des transformations profondes dans l'organisation des formes larvaires nageantes, à tel point que beaucoup de Tuniciers adultes ne possèdent souvent qu'une très faible partie de leurs organes embryonnaires.

C'est donc la larve modèle seule qui présente le plus de rapports avec la forme primitive des Tuniciers, et c'est elle seule qui doit servir dans les recherches phylogénétiques. Mes recherches sur l'embryogénie des Diplosomidés m'ont montré qu'une des formes ancestrales des Tuniciers devait posséder un *corps allongé, parcouru par un tube digestif également rectiligne et parallèle à la chorde,* et il y a loin de cette forme primitive à la Molgule ou à la Cynthia adultes !

L'appareil que la fixation transforme le plus facilement et le plus profondément, est certainement celui de la respiration ; il n'y en a pas de plus plastique chez les Tuniciers, comme d'ailleurs chez toutes les formes fixées qui passent d'abord par une phase pélagique. L'explication m'en paraît être la suivante :

Les formes pélagiques sont dépourvues d'appareil respiratoire différencié ou n'en possèdent qu'un rudimentaire, parce que leur déplacement continuel amène à tout instant le changement de l'eau au contact de leur corps et assure ainsi des échanges gazeux suffisants, sans jamais rendre possible autour d'eux une accumulation exagérée d'acide carbonique ou un trop grand appauvrissement en oxygène. Mais une fois que la forme pélagique s'est fixée, on conçoit que le milieu respiratoire, à son contact, est moins bien renouvelé qu'auparavant, et ces conditions défectueuses déterminent alors progressivement un accroissement en surface de la membrane respiratoire ; la diminution de *l'intensité respiratoire* qui tend à se produire, est ainsi contrebalancée par un plus grand développement de la *surface respiratoire.*

La partie antérieure du tube digestif se différencie alors pour servir uniquement aux échanges gazeux ; le sac se perce ensuite de fentes plus ou moins nombreuses pour augmenter encore la surface de contact avec l'eau ; chez certains Tuniciers, cette surface est encore accrue par des petites papilles internes qui plongent dans l'eau *(Ascidia),* ou par des petites côtes internes légèrement saillantes *(Cynthia),* ou enfin, comme chez les *Molgules,* par des lames beaucoup plus saillantes encore que l'on appelle les méridiens.

Mais les conditions nouvelles de l'existence créées par la fixation, pour avoir retenti en premier lieu sur l'appareil respiratoire, ne se font pas moins sentir sur le reste de l'organisation; outre les organes sensoriels et l'appareil locomoteur, dont la disparition coïncide toujours avec la fin de la période pélagique, il y a encore le tube digestif qui, au lieu de conserver sa forme rectiligne primitive, se recourbe en anse pour ramener ses deux orifices à la partie supérieure, à l'opposé de la base de fixation ; les changements de ce côté sont même assez profonds : on sait en effet que c'est par sa face antérieure que se fixe la larve, c'est-à-dire par la face qui porte la bouche chez la forme larvaire primitive, de telle sorte que cette bouche pour arriver à se placer à l'opposé de la base de fixation, dans une position physiologiquement utile, doit subir un déplacement de 180°, en entraînant avec elle le tube digestif qui se recourbe ainsi en anse.

Puis des glandes digestives sont apparues, qui n'existent pas chez les Tuniciers les plus simples, un organe excréteur s'est individualisé au lieu de rester à l'état de cellules isolées comme chez les Ascidia, par exemple, et c'est ainsi que la fixation se trouve déterminer à la longue la transformation d'une larve urodèle très simple, en un organisme très complexe comme une Molgule.

Il est donc bien vrai que cet organisme, malgré sa complication, est le fruit d'une longue adaptation à la vie sédentaire, et qu'en raison de son origine secondaire, il ne peut-être invoqué pour la recherche des affinités ancestrales des Tuniciers.

La complication de la branchie, telle que l'a faite la fixation, est même en rapport, dans ses traits généraux, avec celle du reste de l'organisme. Les Molgulidées avec leur rein, leur incomparable réseau de capillaires sanguins, leurs glandes génitales et leurs glandes digestives, se trouvent aussi avoir la branchie la plus compliquée et sont manifestement les Tuniciers les plus différenciés. Dans l'intérieur de la famille, les espèces qui n'ont qu'une glande génitale, g. *Eugyra* (Pizon) et *Gamaster* (Pizon), ont aussi la branchie la moins compliquée, non seulement à cause de la simplicité des trémas, mais encore par le faible développement de leurs lames méridiennes, qui sont réduites chacune à une seule petite côte.

Bien mieux, l'extrême différenciation anatomique de la Molgule adulte retentit sur celle de la larve, et il est tout naturel que ce soit chez les Tuniciers à organisation complexe que Lacaze-Duthiers ait trouvé des larves anoures. L'œuf fixant progressivement les caractères que l'adulte a acquis par la fixation, tend à reproduire d'emblée cette forme adulte par un effet tachygénétique : les quelques fentes branchiales que portent les larves urodèles, la bouche qui n'occupe déjà plus exactement la partie antérieure du corps, le tube digestif déjà partiellement recourbé en anse, sont en effet autant de caractères acquis secondairement par les larves, et qui les éloignent déjà considérablement de la forme ancestrale ; mais l'accélération embryogénique atteint son maximum chez les Molgules qu'une plus longue adaptation à la vie sédentaire a le plus hautement différenciées à l'état adulte, et c'est ainsi que les larves de certaines espèces sautent même la phase de la queue.

*
* *

Telle est la nature des recherches que j'ai poursuivies depuis la fin de

l'année 1889. Elles sont, comme on vient de le voir, très diverses : embryogénie, physiologie, anatomie, systématique, cytologie. Je ne me suis pas confiné de parti pris dans l'étude de questions toutes du même ordre ; dans le domaine infini des recherches scientifiques, à chaque instant une question en appelle une autre avec son mode particulier d'investigation, et si je suis passé fréquemment de l'embryogénie à l'anatomie, ou de la cytologie à la physiologie, je n'ai fait qu'obéir à la nécessité de rechercher, dans chacune de ces sciences, l'appui qu'elles pouvaient se prêter mutuellement pour me permettre d'arriver à la connaissance plus complète de l'évolution des Tuniciers que je m'étais fixée comme but et des questions d'ordre encore plus général qu'elle soulevait incidemment.

Toutes mes recherches sont venues démontrer encore une fois, après beaucoup d'autres, que ni l'embryogénie par les affinités phylogénétiques qu'elle peut faire entrevoir, ni l'anatomie par les détails de structure qu'elle révèle, ni la physiologie par les phénomènes vitaux qu'elle analyse parfois mathématiquement, ne sauraient en effet se suffire séparément pour la solution des grands problèmes de biologie ou d'évolution, qui surgissent de plus en plus nombreux depuis les découvertes de ces vingt dernières années. Il est bien vrai que c'est à la connaissance de la *résultante* de ces différentes sciences qu'il faut s'appliquer ; elle seule est vraiment capable de soulever chaque jour un des coins du voile derrière lequel la nature abrite ses mystères, en même temps que l'effort qu'elle nécessite fait reculer de plus en plus les limites de l'entendement humain, par l'effet même des lois de l'évolution dont le naturaliste s'acharne journellement à saisir quelques-uns des innombrables fils restés encore invisibles, aussi bien chez les infiniments petits que chez les êtres qui occupent le sommet de l'échelle animale.

ANALYSE DES TRAVAUX DE L'AUTEUR

I. — EMBRYOGÉNIE ET ÉVOLUTION GÉNÉRALE DES TUNICIERS COLONIAUX FIXÉS

PREMIÈRE SÉRIE

Recherches sur l'embryogénie et l'évolution des Botryllidés.

1. — Observations sur la blastogénèse chez les Botryllidés. — *Bulletin Société Philomat. t. III, 1891.*
2. — Formation des Colonies chez les Botryllidés. — *Ibid.*
3. — Développement de l'organe vibratile chez les Botryllidés. — *Ibid.*
4. — Développement de l'appareil vasculaire colonial chez les Botryllidés. — *Ibid.*
5. — La fécondation chez les Botryllidés. — *Bulletin de la Société des Sciences naturelles de l'Ouest*, t. II. 1892. (1)
6. — Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés. — *Ann. des Sciences naturelles 1892; 386 p. in-8 et 9 planches.* Mémoire présenté comme thèse de doctorat à la Faculté de Paris et couronné par l'Académie des Sciences en décembre 1893. *(1er Prix Serres: Embryogénie générale appliquée à la Physiologie).*

Les Botryllidés sont des Ascidies composées qui vivent associées en groupes étoilés, noyés dans une tunique cellulosique commune, et formant sur les algues et les rochers des plaques aux couleurs vives et variées.

Mes recherches sur l'évolution de ces colonies se divisent en trois séries successives : la première est relative à leur embryogénèse, à leur blastogénèse et à leur évolution générale ; les deux autres sont des recherches biologiques faites sur des colonies vivantes élevées en aquarium ; elles sont le complément naturel des précédentes, et l'ensemble constitue, aussi complètement qu'il m'a été possible de le faire, l'histoire de l'organisation et de la vie coloniale de ce groupe de Tuniciers.

(1) Ces cinq premières notes ne sont que des communications préliminaires qui ont reçu tout leur développement dans le mémoire suivant 6.

La première série de ces travaux a fait l'objet d'un mémoire important [6] qui se divise en trois parties bien distinctes, dont je vais présenter une analyse rapide : 1° *Développement des blastozoïdes*[1] *et des larves chez les deux genres* Botryllus *et* Botrylloïdes ; 2° *Etude de la reproduction agame et de la formation des colonies ;* 3° *Etude de la reproduction sexuée et cycle évolutif des ascidiozoïdes.*

I. Développement des blastozoïdes et des larves. — Les quatre premiers chapitres de mon mémoire [6, p. 9-168] sont consacrés à l'étude du développement des larves et des bourgeons ou *blastozoïdes* chez deux espèces de Botryllidés *(Botryllus violaceus* et *Botrylloïdes rubrum)*; nous possédions déjà quelques résultats épars sur l'organogénèse des bourgeons, mais l'embryogénie des larves n'avait jamais encore été faite dans cette famille ; la comparaison des processus dans les deux cas s'imposait ensuite pour déterminer, s'il y avait lieu, les différences générales que pouvaient présenter sous ce rapport les larves et les blastozoïdes et établir la véritable signification du bourgeonnement.

J'ai suivi sur des larves et des bourgeons de différents âges, découpés en séries de tranches microscopiques, l'apparition et la différenciation progressive de tous les organes, *cavité branchio-intestinale, organe réfringent, sacs péribranchiaux, système nerveux, organe vibratile, sacs péricardiques et cœur.*

La *cavité branchio-intestinale* du blastozoïde est représentée tout à fait au début, comme l'avaient déjà vu Metchnikoff et Della Valle, par un petit diverticule que forme la paroi péribranchiale du progéniteur, à droite et à gauche de son sac branchial.

Cette vésicule primitive, coiffée par l'épiderme maternel, prend très tôt, dans sa région antérieure, deux sillons latéraux qui isolent les *deux sacs péribranchiaux*, tandis que la partie médiane comprise entre ces deux sacs constitue la future *cavité branchiale.*

A sa partie postérieure, la même vésicule primitive prend également deux sillons latéraux qui la divisent encore en trois parties dans cette région : 1° une partie médiane destinée à devenir le *tube digestif* et qui est le prolongement direct du sac branchial ; 2° deux diverticules latéraux qui sont les prolongements des sacs péribranchiaux et qui s'allongent considérablement en arrière ; l'intestin, en se recourbant dans la suite pour s'ouvrir dans le cloaque, s'en coiffe à la façon d'un mésentère, ce qui m'a fait leur donner le nom de *sacs périviscéraux ;* ils sont les homologues des *tubes épicardiques*, qui présentent leur disposition typique chez d'autres espèces de Synascidies [Voir V, *Recherches embryogéniques diverses*].

(1) On donne le nom général d'*ascidiozoïde* à chacun des individus de la colonie. Quand ils sont nés par voie de bourgeonnement, on les appelle encore des *blastozoïdes* ; la larve fixée s'appelle l'*oozoïde*

Ces sacs périviscéraux, ainsi que la formation de la cavité cloacale, avaient échappé à Della Valle et à Metchnikoff, d'après lesquels la vésicule primitive se serait divisée dès le début en trois sacs absolument fermés et indépendants, un sac médian branchio-intestinal, et deux sacs latéraux ou sacs péribranchiaux.

Chez la larve, dont le développement n'avait jamais été encore étudié, la cavité entérique primitive provient de la cavité de segmentation de l'œuf, et une fois qu'elle est constituée, elle évolue ultérieurement comme celle des blastozoïdes : sa région antérieure devient le sac branchial, en même temps qu'il s'en isole deux diverticules latéraux qui deviendront la *cavité péribranchiale*. Sa partie postérieure se prolonge pour former les différentes parties du tube digestif, et elle envoie également deux longs diverticules latéraux ou *sacs périviscéraux*, qui se moulent autour du tube digestif à la façon d'un mésentère, exactement comme chez les bourgeons ; enfin de même que chez ces derniers, il reste une portion dorsale indivise de la cavité.

La paroi péribranchiale de la larve, formation de nature endodermique, pousse du côté droit un diverticule qui devient la cavité entérique du premier bourgeon ; celle-ci engendre dans la suite deux diverticules péribranchiaux, dont les parois latérales se renflent à leur tour à droite et à gauche pour devenir les cavités entériques de deux autres bourgeons, et ainsi de suite ; ce qui fait qu'en définitive, la vésicule primitive de chaque blastozoïde dérive de la cavité entérique de la larve et est de nature endodermique.

L'organe réfringent se forme chez les larves et chez les bourgeons par un diverticule qui prend naissance sur le tube digestif, immédiatement à la suite de l'estomac, et qui envoie ensuite un grand nombre de ramifications renflées en vésicules à leurs extrémités, et enserrant la partie terminale de l'intestin. Je me trouve par suite d'accord avec Della Valle pour rejeter l'opinion de Roule qui voulait que cet organe fût une partie de l'*appareil vasculaire* (Cione).

D'autres ascidiologues l'ont regardé, à cause de sa position, comme un organe digestif et même comme un hépato-pancréas (Della Valle) ; mais le contenu très clair des vésicules terminales, sans concrétions et sans déchets épithéliaux, leur position sur les parois de l'intestin terminal et leur structure qui est celle d'un épithélum simple extrêmement aplati, me portent plutôt à le considérer comme un véritable *appareil chylifère* destiné à l'absorption.

L'organe vibratile est un organe glandulaire, caractéristique des Tuniciers ; il est situé au voisinage du ganglion nerveux et s'ouvre à la partie antérieure de sac branchial par un tube que termine un pavillon cilié. Six ou sept dénominations successives lui ont été données,

tellement on ignore sa nature et son rôle. J'ai été le premier à en suivre le développement.

Chez les larves comme chez les bourgeons, cet organe débute par un diverticule dorsal de la cavité entérique primitive, qui se dirige en avant et va s'ouvrir secondairement dans la cavité branchiale, au voisinage du futur siphon branchial ; puis il perd sa communication postérieure, cesse de croître et se présente dès lors comme un diverticule de la cavité branchiale ; c'est ce dernier stade seul que V. Beneden et Julin avaient observés précédemment, ce qui leur avait fait homologuer à tort cet organe vibratile avec l'*hypophyse* des Vertébrés. Les processus de son évolution et les très nombreuses variations morphologiques de sa partie terminale glandulaire, me font penser qu'il représente un organe en voie de disparition chez les Tuniciers actuels.

J'ai étudié également son développement chez les différentes autres familles d'Ascidies composées ; les résultats généraux en sont analysés plus loin (Voir : V. *Recherches embryogéniques diverses*).

Le système nerveux, chez la larve, dérive d'un épaississement ectodermique suivi d'invagination ; le tube perd bientôt sa lumière, excepté dans la région caudale, tandis que sa partie antérieure se dilate et se différencie pour former le ganglion et la vésicule des sens. J'ai établi dans des recherches ultérieures qu'au moment de la fixation de la larve, ce système nerveux primitif fait place à un ganglion de formation secondaire, qui se constitue aux dépens et au voisinage immédiat de celui de la larve.

L'origine du ganglion du bourgeon ne m'est pas apparue d'une façon aussi nette ; j'ai été porté à croire, sans preuves d'ailleurs vraiment démonstratives, qu'il se constitue par la prolifération d'un filet nerveux envoyé par le blastozoïde progéniteur ; chez des espèces voisines, certains ascidiologues l'ont décrit comme une formation des parois de l'organe vibratile.

Enfin, le *péricarde* se forme chez la larve comme chez le bourgeon, à l'aide d'un diverticule impair et ventral de la vésicule entérique primitive. Une fois isolé, sa paroi s'invagine peu à peu selon toute l'étendue d'une face et engendre ainsi deux cavités ; l'une, qui est la *cavité cardiaque*, communique avec les espaces sanguins par la fente d'invagination ; l'autre, complètement close, est le *péricarde* proprement dit. J'ai étudié également chez les différentes autres Synascidies et chez les Ascidies simples, l'origine de ces deux sacs, ainsi que leurs rapports avec les *tubes épicardiques*, et j'ai analysé antérieurement les processus généraux de leur développement, leurs rapports avec ceux des Vertébrés, ainsi que les modifications que la tachygénèse y a fréquemment apportées. [Voir p. 23]

De l'ensemble de ces recherches embryogéniques, il se dégage en

premier lieu, entre les premières phases du développement des Botryllidés et celles des larves d'Echinodermes, des relations inattendues dont j'ai parlé antérieurement [p. 26]. De plus, elles jettent quelques éclaircissements sur la signification de la blastogénèse; si l'on excepte les organes larvaires caractéristiques de la phase pélagique, on voit que l'organogénèse n'est pas absolument identique chez la larve et chez le bourgeon: le ganglion de l'oozoïde fixé est dû à une prolifération de celui de l'oozoïde libre, et celui de chaque bourgeon est peut-être formé également aux dépens de celui de son progéniteur ; — chaque bourgeon engendre des éléments sexuels, mais la plus grosse partie n'est que la continuation de ceux de son ascendant [Voir III, *Migrations des éléments sexuels*] ; — l'ectoderme du bourgeon n'est de même que l'épiderme de la mère, et enfin sa vésicule entérique primitive est encore un diverticule issu indirectement de celle du progéniteur. Tous ces faits montrent que le bourgeonnement ne doit pas être considéré *comme un mode spécial de reproduction,* ainsi que quelques zoologistes l'ont déjà fait remarquer, mais tout simplement comme un phénomène secondaire dans lequel certaines parties de l'individu primitif se continuent par des ébauches plus ou moins complètes, qui arrivent à reconstituer des organes identiques. Une fois que la vésicule entérique du bourgeon est constituée, il est d'ailleurs tout naturel de la voir évoluer ultérieurement comme celle de la larve, puisque le but final à atteindre est le même dans les deux cas.

II. Reproduction agame et formation des colonies. — La seconde partie de mon mémoire sur les Botryllidés [Ch. V à IX, p. 169-257] est consacrée à l'étude de la formation des colonies. Je ne ferai qu'énumérer ici les points nouveaux que j'ai fait connaître ; j'en donne une analyse plus complète à propos des deux mémoires qui suivent, et qui sont consacrés à des observations complémentaires sur des colonies vivantes élevées en aquarium.

J'ai étudié successivement :

I. *La formation du premier système*, c'est-à-dire du premier groupe d'ascidiozoïdes réunis autour d'un cloaque commun, et j'ai complété ou modifié les quelques observations isolées que nous possédions déjà à ce sujet ;

II. *La blastogénèse chez les colonies âgées* et les différents modes de multiplication des systèmes ;

III. *La disposition et le développement des vaisseaux sanguins* assurant la vie coloniale des différents ascidiozoïdes.

Voici les points essentiels que j'ai mis en relief dans cette partie de mes recherches.

1° *La larve, une fois fixée, développe un bourgeon unique*, situé

du côté droit, ainsi que l'avaient déjà vu quelques ascidiologues ; seulement j'ai établi, en outre, que ce bourgeonnement commence de très bonne heure, alors que la larve n'a pas achevé elle-même son développement et qu'elle est encore enfermée dans l'organisme maternel ; de plus, ce bourgeonnement est *bilatéral* au début ; la membrane péribranchiale maternelle s'épaissit sur les deux côtés du corps, et se renfle progressivement en une petite vésicule qui représente la cavité primitive d'un nouvel ascidiozoïde. *Mais celle de gauche s'atrophie bientôt*, gênée dans son développement par le tube digestif qui s'avance en avant et par côté ; le bourgeon de droite seul peut continuer son évolution.

2° *La larve entre en histolyse quelque temps après sa fixation*, ainsi que l'avait déjà vu Krohn, tandis que son bourgeon, qui représente la première génération de blastozoïdes, se développe rapidement et atteint à son tour l'état adulte. *Il possède lui-même à ce moment deux bourgeons*, situés l'un à droite et l'autre à gauche de son sac branchial et représentant la deuxième génération de blastozoïdes ; chacun de ces bourgeons possède également de chaque côté du corps un petit diverticule de sa paroi péribranchiale, qui constitue le premier rudiment d'un individu de 3e génération.

3° *Le blastozoïde de 1re génération entre en régression au bout de quelque temps* ; ses deux bourgeons de 2e génération atteignent alors progressivement l'état adulte ; les deux jeunes bourgeons de 3e génération attachés sur les flancs de chaque blastozoïde de la 2e génération, continuent à grandir et chacun d'eux prend lui-même les rudiments de deux autres de 4e génération. Ce qui fait au total deux adultes de 2e génération, accompagnés chacun de deux jeunes bourgeons de 3e génération et de quatre bourgeons de 4e génération, encore moins développés que ceux de la troisième.

4° *Un peu plus tard les deux ascidiozoïdes adultes de 2e génération entrent en régression ;* les quatre de 3e génération atteignent l'état adulte et se placent en croix en tournant leur cloaque dans une cheminée centrale commune ; ils forment ainsi le premier système étoilé qu'avait déjà décrit Krohn ; les huit ascidiozoïdes de 4e génération grandissent de leur côté et en forment chacun deux autres de 5e génération.

5° La blastogénèse normale se continue ensuite avec la même régularité : pendant toute l'année, les plus jeunes bourgeons en engendrent chacun deux autres, tandis que les plus anciens meurent et cèdent la place à la génération qui vient immédiatement après. De la sorte, chaque adulte est toujours normalement accompagné de ses deux bourgeons, qui en possèdent eux-mêmes chacun deux autres encore un peu moins développés, c'est-à-dire qu'il existe toujours trois générations simultanées, greffées les unes sur les autres et inégalement développées.

Tous les ascidiozoïdes d'une même génération atteignent simultané-

ment l'état adulte, et tous entrent simultanément en dégénérescence.

Toutefois, le nombre des ascidiozoïdes ne double pas régulièrement à chaque génération ; la blastogénèse s'annonce bien toujours bilatérale au début, mais pour des causes inconnues, de nombreuses atrophies se produisent parmi les jeunes bourgeons ; les autres ont la faculté de se déplacer facilement au sein de la tunique commune et de se grouper en nombre variable autour d'un cloaque commun.

Quelquefois, plusieurs larves écloses en même temps, se fixent les unes à côté des autres, se fusionnent par leur tunique et arrivent ainsi à constituer rapidement un nouveau cormus. [Fig. 5].

6° Chaque bourgeon reste toujours relié à son progéniteur par un pédicule épidermique creux par où passe le courant sanguin ; l'individu adulte assure de la sorte la nutrition de ses deux bourgeons fils et de ses quatre bourgeons petits-fils, avec lesquels il constitue une sorte d'unité physiologique que j'ai appelée l'*ascidiodème*. Une colonie quelconque, quel que soit le nombre de ses ascidiozoïdes, n'est qu'une association d'ascidiodèmes reliés les uns aux autres par un ensemble de vaisseaux coloniaux ; j'ai mis en évidence l'origine, la répartition et la complication toujours croissante de ces vaisseaux, à mesure que la colonie avance en âge. [Voir au mémoire suivant : *Développement de l'appareil circulatoire colonial.*

7° J'ai étudié les processus de la disparition des individus morts, et établi que leurs éléments dissociés sont entraînés dans les vaisseaux coloniaux, ainsi que chez les ascidiozoïdes survivants qui en tirent des éléments nutritifs. Dans la suite, j'ai complété cette question par l'étude particulière de l'histolyse et de la pigmentation, à laquelle je renvoie. [Voir VII. *Recherches sur la pigmentation*].

8° *La blastogénèse péribranchiale est la seule qui existe chez les Botryllidés* ; à aucun moment les ampoules vasculaires de la périphérie du cormus ne se développent en bourgeons, contrairement à l'opinion exprimée antérieurement par quelques ascidiologues ; les œufs qu'a signalés Herdman dans certaines ampoules provenaient tout simplement des migrations ovulaires qu'ignorait le naturaliste anglais (Voir III, *Migrations des éléments sexuels*).

III. Reproduction sexuée. Cycle évolutif des ascidiozoïdes. — L'étude de la *reproduction sexuée* fait l'objet de la troisième et dernière partie de mon mémoire [Ch. IX à XIV, p. 257-364].

Pendant la belle saison, la formation continue des nouveaux blastozoïdes s'accompagne d'une production de larves. *Le fait capital de la reproduction sexuée consiste assurément dans les migrations ovulaires*, que j'ai mises en évidence aussi bien chez les jeunes colonies agames que chez les colonies âgées productrices de larves : les ovules

engendrés chez un ascidiozoïde quelconque pendant l'été, *émigrent successivement chez les bourgeons fils, puis chez les petits-fils et enfin chez les arrière-petits-fils issus de cet ascidiozoïde, avant d'atteindre leur maturité et d'être fécondés.*

Un chapitre entier de mon mémoire [Ch. XII, p. 306-326] est consacré à l'exposé de ces phénomènes si curieux des migrations ovulaires. Des recherches ultérieures m'ont montré la généralité de ce phénomène chez les autres Synascidies, et j'en donne une analyse plus complète un peu plus loin. [Voir III, *Migrations des éléments sexuels*].

Mais mes recherches sur la reproduction sexuelle des Botryllidés ne se sont pas bornées là. J'ai étudié en outre :

L'origine de la glande hermaphrodite ;

Le développement des lobules spermatiques et de leur enveloppe folliculaire ;

Le développement des enveloppes embryonnaires et des éléments de rebut (anciennes cellules du testa) ;

La fécondation et le cycle évolutif des ascidiozoïdes.

1° *La glande hermaphrodite a une double origine:* une partie déjà différenciée en ovules provient par migrations successives de la mère, de la grand'mère et même de l'arrière-grand'mère de l'ascidiozoïde (Voir III, *Migrations des éléments sexuels*) ; de plus, une bande mésodermique médio-dorsale engendre un grand nombre de petites cellules qui vont s'accoler, de chaque côté du sac branchial, à la masse des ovules venus par migration des ascendants ; ces nouvelles cellules constituent la masse cellulaire indifférenciée de toute jeune glande hermaphrodite.

2° *Les lobules spermatiques* se développent, de chaque côté du sac branchial, aux dépens d'une notable partie de la masse cellulaire indifférenciée de la jeune glande hermaphrodite dont je viens de parler. Cette masse se subdivise en plusieurs petits mamelons qui restent soudés les uns aux autres sur la face interne, tandis que ses cellules les plus externes se différencient peu à peu en une enveloppe épithéliale simple ou *membrane folliculaire*, qui entoure les lobules spermatiques. La partie de cette membrane qui est adjacente à la cavité péribranchiale s'allonge en un petit canal déférent qui va s'ouvrir dans cette dernière cavité.

Quant aux cellules incluses dans l'enveloppe folliculaire, elles se multiplient et engendrent des spermatozoïdes, dont la maturation est beaucoup plus rapide que celles des ovules ; j'ai démontré, en effet, qu'ils atteignent leur différenciation complète chez les ascidiozoïdes où ils sont nés, tandis que les ovules qu'ils fécondent chez ces ascidiozoïdes proviennent au moins de l'arrière-grand'mère, *de telle sorte que l'autofécondation n'est qu'apparente.*

3° *Les membranes folliculaires de l'embryon* ne sont représentées au début que par une enveloppe épithéliale simple ou *follicule primitif*, qui est l'homologue de celui des lobules spermatiques. Elle est constituée par des petites cellules indifférenciées de la masse génitale qui s'accolent à la surface de l'ovule, se multiplient et arrivent à lui constituer une membrane épithéliale continue.

Ce follicule primitif se dédouble ensuite en deux autres, *un follicule externe* à cellules cubiques et un *follicule interne* à parois aplaties. L'œuf fait alors fortement saillie dans la cavité péribranchiale, en se coiffant de la paroi épithéliale qui limite cette cavité et qui lui constitue pour ainsi dire une troisième enveloppe.

Enfin, du côté interne, les deux follicules se différencient temporairement en un court spermiducte, qui va s'ouvrir dans la cavité péribranchiale pour permettre l'arrivée des spermatozoïdes au moment de la fécondation.

Pendant ce temps les *globules de rebut* (anciennes cellules du testa) se différencient dans l'intérieur du vitellus ovulaire et vont se concentrer sous le follicule interne, sans jamais prendre la moindre part à la formation des enveloppes larvaires ni de la tunique. Leur évolution particulière est analysée plus loin [Voir VI, *Cytologie*].

A l'éclosion, la larve déchire son follicule externe ainsi que la paroi péribranchiale maternelle et entraine avec elle, dans la cavité cloacale, son follicule interne sous lequel se trouvent les « éléments de rebut ovulaires ». La tunique cellulosique apparait dans la suite entre l'ectoderme de l'embryon et les « éléments de rebut » ; ceux-ci se trouvent de la sorte refoulés incessamment à la surface de la larve à mesure que cette dernière grandit, et ils finissent par se détruire complètement, ainsi que le follicule interne qui les recouvrait extérieurement.

4° *J'ai terminé par l'histoire de la fécondation et le cycle évolutif des ascidiozoïdes.* J'ai établi que les premières générations issues de la larve et qui évoluent pendant l'hiver, ne se reproduisent que par bourgeons. Elles possèdent cependant des glandes génitales rudimentaires, mais avant la régression des ascidiozoïdes, le torrent circulatoire les entraine successivement chez chacune des générations qui suivent. L'oozoïde en possède également, qu'il cède avant sa mort à son premier bourgeon, de sorte que la notion de génération alternante ne s'applique pas plus aux Botryllidés qu'elle ne s'applique aux Salpes, chez lesquelles l'œuf de chaque bourgeon provient en réalité de l'oozoïde (Brooks).

En été, vers le mois de juillet, commence la production des larves : les spermatozoïdes d'un ascidiozoïde quelconque fécondent les œufs mûrs de ce même ascidiozoïde, mais l'autofécondation n'est qu'apparente, ainsi que je l'ai dit, puisque les œufs ainsi fécondés proviennent de la grand'mère ou même de l'arrière-grand'mère de l'ascidiozoïde.

Les spermatozoïdes d'une génération ne peuvent féconder la suivante contrairement à l'opinion de Krohn, pour cette seule raison qu'au moment où une génération adulte entre en régression après avoir pondu ses larves, les ascidiozoïdes de la génération suivante sont encore très incomplètement développés, réduits au cinquième de la taille adulte et sans aucun orifice externe.

Tous les bourgeons d'une même génération sont d'abord *hermaphrodites* ; parvenus à l'état adulte, ils mûrissent simultanément leurs organes génitaux et pondent simultanément leurs larves ; après l'expulsion de celles-ci, ils sont seulement *mâles* ; enfin quand leurs lobules spermatiques sont complètement vidés, ils restent *neutres* pendant quelque temps, puis entrent en régression.

Quant à la génération de blastozoïdes qui suit celle qui a pondu ses larves, j'avais pensé qu'elle ne mûrissait à son tour ses cellules germinales que l'été suivant ; mais de nouvelles recherches, faites sur des colonies conservées vivantes en aquarium, m'ont montré que toutes les différentes générations qui se succèdent pendant l'été produisent des larves en même temps qu'elles forment leurs bourgeons. Ce sont ces nouvelles recherches que je vais analyser maintenant.

DEUXIÈME SÉRIE

Recherches biologiques sur l'évolution des Tuniciers du g. Botrylloïdes.

7. — Nouvelles observations biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 11 juillet 1898.*

8 — Etudes biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés. — *1re Partie : les* BOTRYLLOÏDES. — *Bull. des Sciences nat. de l'Ouest, 1er avril 1899.* — Un mémoire de 55 pages in-8 avec 16 planches.

Les recherches que je viens d'analyser sur l'évolution générale des Botryllidés, avaient porté uniquement sur des colonies que j'avais recueillies à des époques successives de l'année, aussi rapprochées que possible les unes des autres, et c'est en reliant les états des divers cormus ainsi observés que je parvins à formuler les lois générales du bourgeonnement, des régressions, des migrations ovulaires, etc.

Mais cette méthode d'observation était naturellement impuissante à résoudre un grand nombre de questions biologiques intéressantes, telles que la rapidité de la blastogénèse, la durée des ascidiozoïdes, les transformations morphologiques successives d'un même cormus, etc.

L'élevage des colonies en aquarium et leur observation continue sur le vivant pouvaient seuls permettre de résoudre ces questions. Après plusieurs essais infructueux, je parvins, à l'aide d'un tour de main parti-

culier, à transplanter un certain nombre de jeunes colonies de *Botrylloïdes rubrum* sur des lames de verre porto-objets, auxquelles elles finirent par adhérer parfaitement.

Je les conservai ainsi pendant quatre mois (février à mai), à mon laboratoire du Lycée Janson de Sailly, dans des petits aquariums en verre, à courant continu, que j'avais construits spécialement à cet effet.

Les colonies s'étalèrent librement à la surface des lames de verre et se prêtèrent admirablement aux observations microscopiques sur leurs deux faces. Par ce procédé d'élevage tout nouveau, je pus faire sur elles toute une série d'observations biologiques sur lesquelles nous manquions encore totalement de données, et qui complétèrent très heureusement mes recherches antérieures d'ordre surtout embryogénique. Je pus noter jour par jour, aussi fréquemment que je le voulus, les moindres modifications des ascidiozoïdes ; pendant quatre mois je vis se dérouler sous mes yeux les phénomènes de régression et de reconstitution des cormus, et je consignai dans une série de seize planches les modifications morphologiques de l'une des colonies ainsi mises en observation.

Les points nouveaux que j'ai mis en évidence dans ce mémoire sur la vie coloniale des *Botrylloïdes* sont : *la rapidité de la blastogénèse, la durée des ascidiozoïdes, le mécanisme de leur régression, la précocité des contractions cardiaques chez les jeunes bourgeons et leur persistance chez les ascidiozoïdes en histolyse, la circulation coloniale, l'influence des tissus en histolyse sur la pigmentation.*

1° *La blastogénèse est continue,* ainsi que je l'avais déjà trouvé dans mes recherches antérieures, et elle s'effectue avec une grande rapidité : un cormus qui possédait 12 ascidiozoïdes le 4 février [pl. I] en avait 182 le 8 mai ; pendant cet intervalle, sept générations successives s'étaient détruites pour faire place chaque fois à une nouvelle. Un autre cormus qui comptait 82 individus le 1er février en possédait 610 à la 5e génération, le 1er avril.

2° *La blastogénèse normale* consiste bien dans la production de deux bourgeons, l'un à droite et l'autre à gauche du sac branchial, conformément à ce que j'avais établi dans mon premier mémoire [**6**] ; seulement j'ai observé que dans chaque génération il y a toujours un certain nombre d'ascidiozoïdes qui n'achèvent pas tout leur développement, et qui entrent en dégénérescence avant l'âge adulte. Les causes de ces régressions prématurées ne me sont pas apparues ; j'ai seulement remarqué que les ascidiozoïdes déjà volumineux qui entrent de bonne heure en histolyse, sont toujours éloignés des autres au lieu d'être associés autour d'un cloaque commun ; il semble que leur mort prématurée soit due à leur isolement, qui les empêche sans doute de vivre d'une manière plus complète de la vie coloniale.

3° *La durée de l'évolution d'un ascidiozoïde est relativement courte :*

au moment où un adulte entre en régression, ses deux bourgeons de la génération suivante n'ont guère encore que le quart ou le cinquième de leur taille définitive, et sont complètement enfouis dans la tunique commune. Au bout de 5 à 7 jours, ils arrivent à se grouper avec les voisins en systèmes étoilés, autour de cloaques communs, et ouvrent leurs orifices à l'extérieur. *Cette période adulte ne dure également que de cinq à six jours*, après quoi les orifices se ferment, la branchie s'affaisse, tout le corps subit une forte contraction qui, en moins d'un jour, lui fait perdre les deux tiers de son volume, *et la régression totale s'achève dans l'espace de 4 à 5 jours.*

La durée totale de l'ascidiozoïde, depuis l'apparition de sa première ébauche sous la forme d'un diverticule de la membrane péribranchiale maternelle jusqu'à sa régression complète, varie entre trois et quatre semaines.

4° *Les ascidiozoïdes d'une même génération atteignent tous en même temps l'état adulte*, — ou tout au moins à quelques heures près, — et tous régressent simultanément.

5° Les éléments des ascidiozoïdes morts sont désagrégés et entraînés, isolément ou par petits paquets, dans le torrent circulatoire qui les répand un peu partout, dans les tubes vasculaires coloniaux, aussi bien que chez les jeunes ascidiozoïdes en voie de développement. J'ai exposé plus loin la part prépondérante qu'ils prennent dans l'élaboration du pigment (Voir VII, *Recherches sur la pigmentation*).

Vers le quatrième ou le cinquième jour, l'ascidiozoïde mort est réduit à une très petite vésicule granuleuse jaunâtre, dans laquelle viennent aboutir les anciens vaisseaux de l'ascidiozoïde. A la face inférieure des cormus âgés, on reconnaît toujours un très grand nombre de ces petites ampoules, qui sont les seuls vestiges des générations disparues (G^1, pl. II).

6° Aucune des générations qui se sont succédé du mois de février au mois de mai, n'a mûri ses cellules germinales ; la reproduction sexuée n'apparaît que vers le mois de juillet.

7° *J'ai mis en évidence pour la première fois la précocité des battements du cœur*, qui commencent déjà chez les très jeunes ascidiozoïdes ayant à peine le cinquième de la taille adulte, et dont aucun autre organe n'est encore en fonctionnement ; puis cette autre particularité non moins intéressante que *le cœur de l'ascidiozoïde mort continue à battre pendant toute la durée de la régression*, travaillant ainsi à chasser dans le torrent circulatoire colonial les éléments en histolyse qui l'environnent.

Tous les cœurs d'une même génération en dégénérescence continuent ainsi à se contracter simultanément et associent leurs mouvements à ceux de la génération nouvelle. J'analyse plus loin l'ensemble de mes observations sur cette question particulière (Voir II, *Recherches physiologiques sur le cœur et la circulation*).

8° Enfin, j'ai confirmé les processus de la complication de l'appareil circulatoire colonial que j'avais déjà fait connaître dans mon premier mémoire [6] et j'ai exposé le mécanisme de la circulation coloniale chez l'une des jeunes colonies mises en observation. Ce dernier point est également analysé un peu plus loin (Voir II, *Recherches physiologiques sur le cœur et la circulation*).

Pour terminer, je reproduis ici quelques-unes des 16 planches qui accompagnent mon mémoire (8), et qui représentent quelques-unes des transformations successives d'un jeune cormus de *Botrylloïdes rubrum* que j'ai élevé en aquarium pendant près de quatre mois ; il comptait douze ascidiozoïdes adultes au début de mes observations ; ces figures sont destinées à montrer l'extension progressive de la colonie, son aspect incessamment variable et dont il faudra tenir compte dorénavant dans la spécification, les régressions des ascidiozoïdes âgés et les déplacements des jeunes pour arriver à s'associer en systèmes étoilés autour de cloaques communs. J'ai représenté sur deux d'entre elles (pl. II et IV) le réseau vasculaire colonial avec les ampoules sanguines marginales. Les courtes légendes qui accompagnent les planches suffiront à leur explication.

Je me contenterai de signaler l'influence que paraît exercer la lumière sur le développement des cormus. La colonie figurée par la planche V fut placée pendant huit jours à l'obscurité la plus complète, et prit un aspect entièrement granuleux que représente la fig. VI. Les ascidiozoïdes de la huitième génération G^8 qui auraient dû atteindre l'état adulte, restèrent atrophiés, se remplirent d'une masse considérable de globules orangés et prirent l'aspect de petits mamelons granuleux tout à fait semblables aux ampoules sanguines, qui étaient également gorgées de globules ; tous les ascidiozoïdes devinrent absolument méconnaissables.

Après huit jours d'obscurité complète, je replaçai la colonie à la lumière ; un certain nombre des mamelons granuleux augmentèrent alors rapidement de volume, prirent une teinte plus claire et montrèrent des fentes branchiales ; au sixième jour, une vingtaine de ces nouveaux ascidiozoïdes avaient atteint le tiers de la taille adulte (planche VII).

Il semble donc que la lumière soit indispensable au développement des Botrylloïdes, ce qui concorderait avec les conditions bathymétriques dans lesquelles ils vivent ; ces espèces sont côtières et le *Challenger* n'en a trouvé qu'une seule espèce à une profondeur supérieure à 20 brasses. Faut-il penser que les radiations absorbées par le pigment orangé qui abonde chez ces Tuniciers, constituent une source d'énergie indispensable à leur vitalité? Je me propose de reprendre cette intéressante question biologique sur un plus grand nombre de spécimens et d'essayer de la préciser davantage.

Planche I. — Fig. 1 et 2.

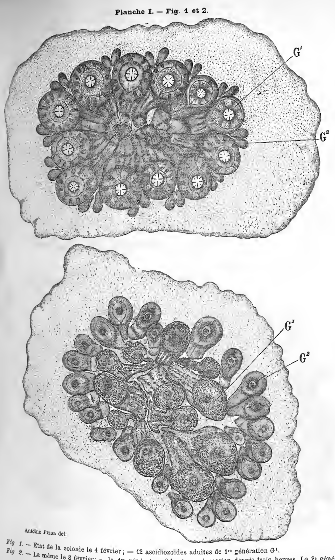


Fig 1. — Etat de la colonie le 4 février ; — 12 ascidiozoïdes adultes de 1re génération G^1.

Fig 2. — La même le 8 février ; — la 1re génération G^1 est en régression depuis trois heures. La 2e génération G^2 en voie de développement.

Planche II. — Fig. 3 et 4.

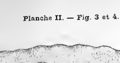
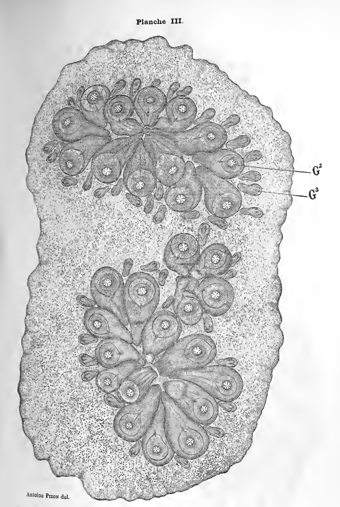


Fig. 3. — *9 février* ; la 1re génération G¹ au 2e jour de sa régression.

Fig. 4. — *10 février* ; la même au 3e jour de sa régression ; développement progressif de la nouvelle génération G².
A, ampoules sanguines terminant les vaisseaux coloniaux.

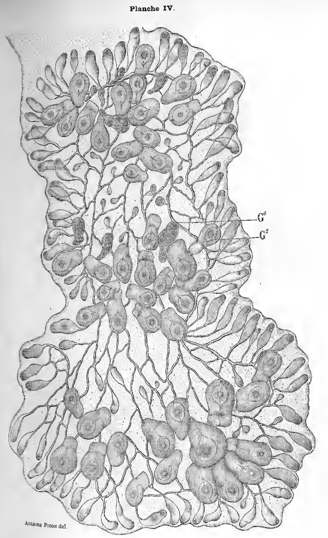
Planche III.



17 février. — La 2ᵉ génération G² adulte depuis cinq jours s'est disposée en trois groupes.
La 3ᵉ génération G³ en voie de développement.



Planche IV.



La moitié de la même Colonie le 29 avril.

La 6e génération G^6 est en régression depuis 3 jours; la 7e génération G^7 en voie de développement.
Les vaisseaux coloniaux et les ampoules vasculaires sont représentés.



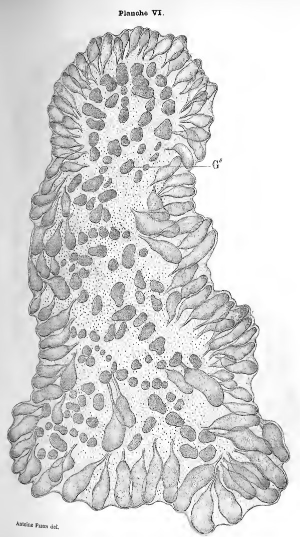
Planche V.

Antoine Pizon del.

La moitié de la même Colonie le 2 mai.

La 6e génération a complètement disparu ; — la 7e, G^7, est adulte ; — la 8e, G^8, commence à apparaître.

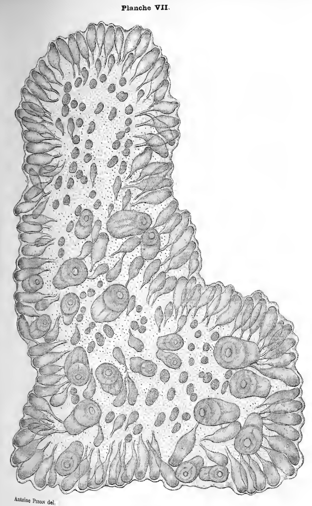
Planche VI.



Antoine Pizon del.

16 mai. — La colonie précédente après huit jours d'obscurité.
Les ampoules vasculaires sont représentées à la périphérie.

Planche VII.



Antoine Pizon del.

24 mai. — La même colonie replacée à la lumière depuis six jours.
Beaucoup d'ascidiozoïdes reprennent leur développement.

TROISIÈME SÉRIE

Nouvelles recherches sur l'évolution des Botryllidés et des Distomidés.

9. — Études biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés. — 2e Partie : g. *Botrylloïdes, Botryllus et Distapha.* — *Bull. de la Soc. des Sc. nat. de l'Ouest,* 30 juin 1900. — Un mémoire de 72 p. in-8 avec 2 pl. et 3 fig. dans le texte.

Dans les recherches que je viens d'analyser, j'avais pris comme point de départ des jeunes colonies de Botrylloïdes possédant déjà un certain nombre d'individus, et j'avais suivi leur complication croissante avec l'âge. Il restait une lacune que je devais tout naturellement chercher à combler dès que j'aurais à ma disposition les matériaux d'études nécessaires : *recueillir des larves à leur naissance, les faire vivre sur des lames de verre par le procédé que j'avais déjà employé, et suivre sur le vivant l'évolution complète de ces oozoïdes, en même temps que les processus de la formation des nouvelles colonies qui en dérivent.*

Ce sont ces études qui constituent le nouveau mémoire ci-dessus [**9**]. En outre de la marche de la blastogénèse, j'ai fait un certain nombre d'observations physiologiques très intéressantes que ma première méthode d'observation par les coupes en séries n'avait naturellement pas pu me donner.

Au total, les différents points que j'ai établis dans ces nouvelles recherches sont :

1° L'évolution de l'oozoïde de *Botrylloïdes rubrum* et des trois premières générations de blastozoïdes qui en dérivent ; le mécanisme de leur régression.

2° L'évolution de l'oozoïde de *Botryllus violaceus* et des cinq premières générations de blastozoïdes qui suivent ;

3° L'évolution des ascidiozoïdes chez les cormus âgés du g. *Botryllus* ;

4° Les pontes successives chez un même cormus pendant l'été, et la simultanéité de la reproduction agame et de la reproduction sexuelle pendant la belle saison ;

5° Le développement de l'appareil vasculaire à partir de l'oozoïde et le mécanisme de la circulation coloniale ;

6° L'apparition de contractions cardiaques chez les très jeunes bourgeons et leur persistance après la mort, jusqu'à la régression complète de l'ascidiozoïde.

§ I. — Evolution de l'oozoïde de Botrylloïdes rubrum.

Dans mon premier mémoire sur les Botryllidés (**6**) j'avais étudié l'organogénèse à l'aide de coupes microscopiques en séries. Ici j'ai

observé surtout les modifications morphologiques qui suivent la fin de la phase pélagique. J'ai suivi la fixation de la larve et établi qu'elle éprouve peu à peu à ce moment une rotation d'environ 90° pour ramener son orifice branchial vers le haut, à l'opposé de la base de fixation.

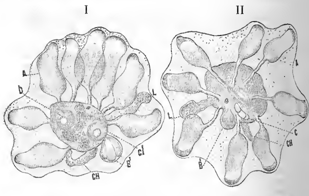


Fig. 1. — I, Larve de Botrylloïdes rubrum fixée depuis six heures et vue par sa face supérieure; — *b*, ouverture branchiale ; — *cl*, ouverture cloacale ; — CH, reste de la queue ; — L, reste du lobe céphalique ; — B¹, bourgeon engendré par la larve ; — A, ampoules vasculaires — **II. La même larve vue par sa face inferieure; les pédicules des ampoules vasculares s'allongent pour former les premiers vaisseaux coloniaux ; — C, le cœur.**

La fig. 1, I, représente une de ces larves six heures environ après sa fixation ; elle est ramassée sur elle-même, avec un aspect granuleux qui tend à faire croire qu'elle est entièrement en histolyse ; ses huit ampoules sanguines maintenant légèrement pédiculées s'étalent sur le plan de fixation en une étoile parfois très régulière, qui m'a fait qualifier cette phase de *stade étoilé*. La même larve est représentée sur la fig. 1, en II, mais elle est vue par sa face inférieure, qui montre très nettement la disposition étoilée des ampoules, ainsi que leur débouché dans les cavités sanguines de l'oozoïde.

La fig. 2 représente le même oozoïde vingt-quatre heures après sa fixation ; il est maintenant complètement redressé au-dessus de son bouquet d'ampoules vasculaires de plus en plus longuement pédiculées.

Un autre point intéressant que j'ai pu fixer en m'aidant de coupes minces, concerne les rapports entre le système nerveux de l'oozoïde pélagique et celui de l'oozoïde fixé. Au moment où la larve se fixe, elle est encore pourvue de son système nerveux primitif, lequel ne présente

encore aucune trace d'altération; toutefois son ganglion postlarvaire est déjà en formation et est adhérent aux parois de l'organe vibratile.

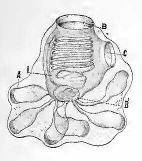


Fig. 2 — La larve de la fig. 1 fixée depuis 24 heures — B, ouverture branchiale ; — C, ouverture cloacale ; — I, intestin ; — A, ampoules vasculaires ; — B¹, premier bourgeon.

Mais une fois la fixation opérée, il suffit de quelques heures pour que le système nerveux larvaire soit complètement en régression; chez les larves fixées depuis six ou sept heures comme celle de la fig. 1, il n'existe déjà plus rien du ganglion larvaire primitif, ni de la vésicule sensorielle; leurs éléments sont dissociés et entraînés dans les espaces sanguins en même temps que ceux qui proviennent de la chorde; on observe fort bien en particulier les déplacements de la tache pigmentaire dans le torrent circulatoire.

L'oozoïde, une fois fixé, vit juste le même temps que les ascidiozoïdes des colonies plus âgées; vers le cinquième ou le sixième jour, ses orifices se ferment, sa branchie s'affaisse et il entre en régression. L'histolyse marche vite; au second jour, ce n'est plus qu'une masse granuleuse rouge brique, *à l'intérieur de laquelle on découvre le cœur qui continue à se contracter tantôt dans un sens, tantôt dans l'autre, comme sur le vivant;* il ne s'arrête guère que vers le troisième jour, alors qu'il ne reste de l'ancien oozoïde qu'une petite masse granuleuse très réduite. J'ai analysé plus loin toutes mes observations qui concernent spécialement la physiologie du cœur et de la circulation (Voir II, *Recherches physiologiques sur le cœur et la circulation*).

J'ai suivi en même temps le bourgeonnement de l'oozoïde, qui s'est toujours montré *unilatéral*, comme je l'avais déjà observé antérieure-

ment (6). Ce bourgeon est déjà très nettement accusé sur l'oozoïde qui se fixe (B¹, fig. 1), mais il croît assez lentement, et à la mort de son parent, il ne dépasse guère le cinquième de la taille adulte; son cœur est cependant déjà constitué et ne tarde pas à entrer en activité concurremment avec celui de son ascendant mort. Les éléments en histolyse de ce dernier sont chassés par les contractions cardiaques dans les huit ampoules sanguines, ainsi que chez le bourgeon qu'un tube vasculaire continue à relier avec le corps de l'oozoïde mort.

De quatre à six jours plus tard, ce premier bourgeon atteint l'état adulte et engendre à son tour deux autres blastozoïdes, qui seront la seconde génération issue de la larve.

J'ai continué à suivre l'évolution de cette jeune colonie jusqu'à la formation de la troisième génération adulte, en notant, comme je l'avais fait pour toutes les précédentes, la durée des différentes phases de chacune de ces générations. Je n'entrerai pas dans d'autres détails à leur sujet. Je me contenterai de dire que les lois de l'évolution de ces jeunes colonies de *Botrylloïdes rubrum*, à partir du premier blastozoïde engendré par la larve, se sont montrées exactement les mêmes que chez les colonies plus âgées qui ont fait l'objet de mon précédent mémoire (8) : même durée de la phase adulte et de la phase de régression, même bourgeonnement bilatéral, mêmes battements cardiaques chez les très jeunes bourgeons et chez les ascidiozoïdes en histolyse, etc. En d'autres termes, les phénomènes biologiques chez les Botrylloïdes sont les mêmes, quel que soit l'âge de la colonie.

Je rappellerai, en terminant, la facilité avec laquelle des larves échappées simultanément du cloaque maternel, arrivent à se souder par leurs tuniques cellulosiques lorsque le hasard les amène à se fixer très près les unes des autres ; elles arrivent ainsi à constituer dès le début des cormus qui gagnent très rapidement en surface. J'ai compté une fois une trentaine de larves qui s'étaient ainsi agglomérées en un cormus commun au voisinage immédiat de la colonie mère. La fig. 5 représente un exemple très net de ces cas de concrescence larvaire : les deux oozoïdes O et O' en sont à leur 6ᵉ jour de fixation et portent chacun leur bourgeon B¹ ; ils se sont fusionnés par leurs tuniques ; les pédoncules de leurs ampoules vasculaires s'étendent déjà longuement de toutes parts, prennent de nouvelles ampoules ainsi que des anastomoses telles que A, et forment ainsi un premier réseau vasculaire qui se compliquera très rapidement dans la suite.

§ II. — Évolution de l'oozoïde de Botryllus Schlosseri.

L'évolution des larves du g. *Botryllus* ne présentent pas de différences fondamentales avec celles des larves du g. *Botrylloïdes*, dont je viens de parler.

Sa larve libre (fig. 3) possède ses huit ampoules vasculaires A qui sont encore sessiles et entourent une sorte de mamelon conique bourré de vitellus nutritifs *(mamelon céphalique)*. Après deux jours de vie pélagique, elle se fixe ; mais le mouvement de rotation qu'elle éprouve ensuite est beaucoup moins accentué que chez *les Botrylloïdes*, car au lieu de se redresser presque verticalement, elle reste couchée le long de son sillon endostylaire.

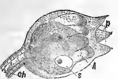


Fig. 3 — **Larve de Botryllus Schlosseri éclose depuis six heures.** — *p*, papilles adhésives ; *s*, vésicule sensorielle ; — *ch*, chorde ; — *A*, futures ampoules sanguines.

Les figures de la pl. VIII résument les phases successives de son évolution ultérieure.

1° La fig. VI de cette planche représente l'oozoïde au stade étoilé ; il est fixé depuis un jour et demi ; ses ampoules vasculaires *a* sont déjà longuement pédonculées, ses stigmates branchiaux sont transversaux et beaucoup plus grands que ceux des blastozoïdes qui viendront dans la suite.

La fig. VII le représente un jour plus tard ; il est vu par sa face inférieure et montre ses ampoules très longuement pédonculées, le cœur c et son premier bourgeon B¹ qui se détache très nettement à la partie inférieure du corps.

2° Vers la fin du quatrième jour, cet oozoïde a terminé son évolution et entre très vite en régression. La fig. VIII le représente douze heures après sa mort : tous ses organes sont désagrégés et les éléments en histolyse se répandent dans les ampoules sanguines ainsi que chez le bourgeon B¹, qui croit rapidement à partir de ce moment, tout en restant relié à son progéniteur par un pédicule creux *p*.

Le phénomène le plus intéressant que présente alors la jeune colonie c'est *l'existence des contractions cardiaques* chez ses deux individus, aussi bien chez l'oozoïde mort O que chez le jeune bourgeon B¹ qui est cependant encore loin d'avoir atteint l'état adulte. Les deux cœurs associent leurs contractions pour lancer le sang et la masse des éléments en histolyse dans le système circulatoire colonial.

J'ai analysé plus loin ce qui concerne spécialement le fonctionnement du cœur et de la circulation (Voir II, *Recherches sur la physiologie du cœur et la circulation*).

3° Quatre ou cinq jours après la mort de l'oozoïde, son bourgeon B[1] atteint l'état adulte, tout en continuant à être relié par son pédicule creux *p* à son progéniteur O, dont la régression est maintenant complète et dont il ne reste plus qu'une toute petite masse granuleuse. La fig. IX représente ce premier blastozoïde B[1] adulte, vu par sa face inférieure, avec ses deux bourgeons B[2] qui constituent la 2e génération de blastozoïdes.

4° Le 1er blastozoïde B[1] ne vit pas plus longtemps que l'oozoïde; il meurt vers le 5e jour, régresse complètement en quatre ou cinq jours, et laisse la place à ses deux bourgeons B[2] qui atteignent à leur tour l'état adulte en quatre ou cinq jours ; le cœur de l'ascidiozoïde mort B[1] continue encore à fonctionner pendant deux ou trois jours après sa mort, conjointement avec ceux des nouveaux ascidiozoïdes B[2].

J'ai élevé plusieurs jeunes colonies semblables à la précédente jusqu'à la 5e génération, et les mêmes phénomènes évolutifs se sont continués avec la même régularité : chaque blastozoïde en engendre deux autres de très bonne heure, reste quatre à cinq jours à l'état adulte et régresse complètement dans le même espace de temps ; ses éléments en histolyse se rendent dans les nouveaux bourgeons et dans tout l'appareil vasculaire colonial ;

A la mort de leurs ascendants, les bourgeons n'ont guère que le cinquième ou le quart de la taille adulte et sont profondément enfoncés dans la tunique commune ; en quatre ou cinq jours ils atteignent leur taille définitive, vivent encore de quatre à cinq jours, et laissent à leur tour la place aux deux nouveaux bourgeons que chacun d'eux a engendrés ;

Les contractions cardiaques commencent toujours de très bonne heure chez les jeunes bourgeons, plusieurs jours avant qu'ils aient atteint leur complet développement, et elles se continuent encore plusieurs jours après la mort ;

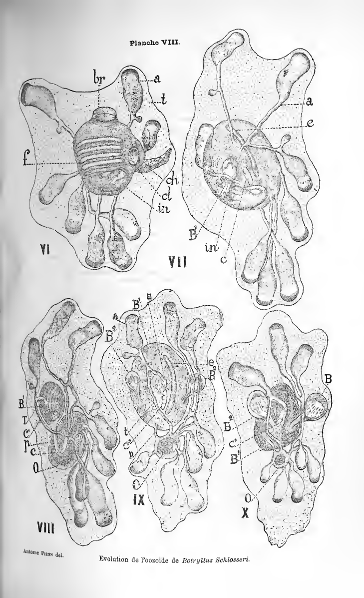
Enfin, la durée totale de l'évolution d'un ascidiozoïde varie de vingt à vingt-cinq jours, depuis son apparition sous la forme d'un petit renflement sur les flancs de son progéniteur, jusqu'au moment où il est réduit à sa petite masse granuleuse finale.

§ III. — Evolution des ascidiozoïdes de Botryllus chez les cormus âgés.

Les lois générales de l'évolution des très jeunes colonies dont il vient d'être question, sont-elles les mêmes chez les colonies plus âgées, qui comprennent un grand nombre d'individus ? Est-ce que chez celles-ci la rapidité de la blastogénèse ne se trouve pas accrue du fait de la présence d'une plus grande quantité d'éléments d'origine régressive?

Pour répondre à ces questions, j'ai conservé en aquarium pendant plusieurs mois des cormus un peu volumineux de diverses espèces de Botrylles *(B. violaceus* et *B. Schlosseri).* J'ai noté jour par jour leurs

Planche VIII.



Antoine Pizon del.

Evolution de l'oozoïde de *Botryllus Schlosseri*.

transformations comme je l'avais fait antérieurement pour les colonies de Botrylloïdes (**8**), et je suis arrivé à cette conclusion *que les générations se succèdent et régressent avec la même régularité et sensiblement avec la même durée que chez les jeunes colonies qui ne comprennent qu'un très petit nombre d'individus*.

Un certain nombre de figures intercalées dans mon mémoire montrent les états successifs d'un des cormus que j'ai étudiés.

En résumé les lois générales de la blastogénèse auxquelles j'étais arrivé par la méthode des coupes minces dans mon premier mémoire sur les Botryllidés (**6**), se sont trouvées complètement confirmées par l'observation de colonies conservées vivantes en aquarium pendant plusieurs mois ; de plus ces premiers résultats ont été considérablement étendus par les faits que j'ai mis en évidence concernant *la durée de l'évolution des ascidiozoïdes, la marche des régressions, les rapports des jeunes bourgeons avec leurs progéniteurs pendant la période d'histolyse, la persistance de contractions cardiaques et le mécanisme de la circulation coloniale*, etc.

§ IV. Simultanéité de la reproduction agame et de la reproduction sexuée pendant la belle saison.

Les ascidiozoïdes qui évoluent en hiver ou au printemps sur nos côtes, ne mûrissent pas leurs organes génitaux. Vers le mois de juillet commence la production des larves, qui se continue ensuite assez tard ; j'en ai vu éclore en aquarium jusque dans le courant du mois d'octobre.

J'ai fait sur ces colonies élevées en aquarium deux observations importantes concernant leur évolution pendant la maturité sexuelle.

La première, c'est qu'au moment où les ascidiozoïdes produisent des larves, ils continuent à bourgeonner suivant les mêmes lois et avec la même activité que pendant la période de non maturité sexuelle ; en d'autres termes *la reproduction sexuée et la reproduction agame ont lieu simultanément chez chaque ascidiozoïde pendant la belle saison*, exactement comme cela se passe chez les Pyrosomes.

En second lieu, *toutes les générations qui se succèdent dans un cormus pendant le cours de l'été, produisent des larves*. Immédiatement après la ponte, chaque ascidiozoïde entre en régression et disparaît comme les formes agames, en cinq ou six jours ; puis ses deux bourgeons se développent avec la même rapidité que ceux des générations précédentes, atteignent à leur tour l'état adulte et pondent leurs larves, tout en engendrant chacun deux autres ascidiozoïdes sur leurs parois latérales.

Après quoi, ces deux bourgeons entrent en régression et sont suivis, selon la loi générale, par une série de générations plus jeunes chez lesquelles les mêmes phénomènes se renouvellent tant que dure la belle saison.

La faculté reproductrice s'atténue d'ailleurs à mesure que l'été avance. Un cormus élevé en aquarium à Paris pondait encore le 20 octobre; mais l'avant-dernière génération sexuée entra en régression avant l'éclosion des larves, qui furent ensuite expulsées avec leur chorde encore enroulée et ne se mirent à nager que le lendemain. La dernière génération sexuée de la même colonie n'expulsa que des œufs en voie de segmentation avancée, qui d'ailleurs n'arrivèrent pas au terme de leur évolution normale.

Il est vrai qu'il s'agissait peut-être d'un cas pathologique, car mes observations sur ce point particulier n'ont porté que sur une seule colonie.

Les pontes successives dans un même cormus ne sont pas spéciales aux Botryllidés ; j'ai observé la même simultanéité de la reproduction agame et de la reproduction sexuée chez les *Distaplia rosea* qui appartiennent à la famille des Distomidés.

§ V. Le système vasculaire colonial.

Il existe chez les Botrylles et les Botrylloïdes un système de vaisseaux coloniaux qui mettent en communication tous les différents ascidiozoïdes d'un même cormus, et dont l'existence avait été signalée par tous les ascidiologues.

Ces vaisseaux sont si nombreux et forment un réseau si complexe chez les colonies âgées, qu'il est impossible de soupçonner au premier abord une loi générale qui aurait présidé à leur formation.

Dans mon premier mémoire sur les Botryllidés [**6**] j'ai découvert l'existence d'une telle loi en étudiant l'origine de ces vaisseaux chez les bourgeons ; puis j'ai pu élucider leur disposition générale et la complication croissante de leur réseau.

Dans mon troisième mémoire sur les mêmes Tuniciers [**9**] j'ai complété cette étude par le développement de l'appareil vasculaire chez les larves et chez les premières générations d'ascidiozoïdes qui en dérivent.

6. — Dans mes premières recherches, j'ai établi qu'un ascidiozoïde quelconque possède toujours cinq vaisseaux qui le mettent en communication avec le reste de la colonie.

Considérons par exemple une jeune colonie telle que celle de la figure schématique 4. Elle renferme les derniers vestiges d'un ascidiozoïde b^1 issu d'une larve, plus les restes de deux ascidiozoïdes b^2 de deuxième génération, lesquels en ont engendré deux autres b^3 qui sont maintenant à l'état adulte, et portent eux-mêmes chacun deux jeunes bourgeons b^4 de quatrième génération.

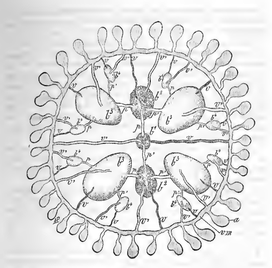


Fig. 4 — **Schéma de l'appareil circulatoire d'une jeune colonie parvenue à la troisième génération adulte.** — Le premier bourgeon b^1 issu de la larve en a engendré deux autres b^2 de seconde génération, qui en ont formé eux-mêmes chacun deux autres b^3 de troisième génération, maintenant à l'état adulte ; ceux-ci possèdent à leur tour chacun deux bourgeons de quatrième génération b^4. — Chacun de ces individus, mort ou vivant, possède ses deux vaisseaux ventraux v et v' et communique avec ses deux bourgeons par les tubes p et p'. — a, ampoules sanguines sur le vaisseau marginal vm.

On voit que chaque ascidiozoïde adulte b^3 possède cinq vaisseaux : 1° un tube p ou p' qui le relie encore à son ascidiozoïde progéniteur b^2 en régression ; — 2° deux tubes p et p' qui le relient aux deux bourgeons b^4 nés de lui ; — 3° un tube *sous-endostylaire* v et un vaisseau *sous-intestinal* v' qui partent des grandes lacunes ventrales et se déversent plus ou moins directement dans un grand vaisseau marginal vm, qui est lui-même pourvu de très nombreuses ampoules gorgées de sang et saillantes à la surface, où leurs parois servent très vraisemblablement aux échanges respiratoires.

Les deux tubes v et v' sont de simples diverticules de la paroi épidermique du corps, qui s'allongent peu à peu, repoussés qu'ils sont par le flot sanguin qui vient buter au fond de leur cul-de-sac.

Tout nouvel ascidiozoïde tel que b^4 prend les deux tubes *v et v'* à mesure qu'il se développe, tout en restant en connexion avec son progéniteur.

D'autre part, après la mort d'un ascidiozoïde quelconque, b^1 ou b^2, ses vaisseaux persistent et servent à transporter chez les survivants tous les éléments en histolyse provenant de sa désagrégation.

Ce système vasculaire est donc construit sur un plan parfaitement défini ; mais sa disposition est loin de conserver la régularité qu'elle a chez les jeunes colonies. Non seulement chaque ascidiozoïde prend ses cinq vaisseaux, mais les plus anciens, surtout les vaisseaux ventraux, émettent de toutes parts sur leur trajet, et avec la plus grande facilité, de nombreux diverticules qui se renflent en ampoules ou s'anastomosent avec des vaisseaux voisins.

C'est particulièrement au moment des régressions d'ascidiozoïdes que ces diverticules se forment en grand nombre, sous la poussée de la grande masse d'éléments cellulaires qui s'accumulent alors dans le torrent circulatoire.

En somme, la persistance des vaisseaux qui ont appartenu aux ascidiozoïdes morts, le développement continu de ceux des nouveaux bourgeons et les anastomoses fréquentes et irrégulières qu'envoient tous ces tubes, arrivent à constituer un réseau de plus en plus complexe, tels que ceux que représentent les planches II et IV.

9. — Dans mon troisième mémoire consacré aux *Botryllidés*, j'ai complété l'étude de l'appareil vasculaire en observant *son développement chez la larve* et en suivant sa complication progressive chez la première génération issue de cette larve. Mes observations ont porté sur deux espèces appartenant à deux genres différents : *Botrylloides rubrum* et *Botryllus Schlosseri ;* les larves étaient fixées sur des lames de verre et conservées vivantes en aquarium. Ce dispositif m'a permis de dessiner jour par jour, à la chambre claire du microscope, les phases évolutives de l'appareil vasculaire.

Elles sont les mêmes chez les deux genres étudiés, et sont résumées par les figures de la pl. VIII qui s'appliquent au *Botryllus Schlosseri.*

Les vaisseaux ont leur origine dans les huit ampoules ectodermiques formant une couronne à la partie antérieure de la larve [A, fig. 3]. Les pédicules de ces ampoules, à peu près nuls pendant la phase pélagique, subissent un allongement considérable au moment de la fixation et deviennent les premiers vaisseaux ; les ampoules s'étalent, débordent peu à peu tout autour du corps et arrivent en très peu de temps à constituer une sorte d'étoile au centre de laquelle est fixé l'oozoïde *(stade étoilé)*.

Les figures VI et VIII représentent l'oozoïde à ce stade étoilé ; il est

fixé depuis un jour et demi; il est vu par sa face supérieure en VI et par sa face inférieure en VII; les ampoules sont maintenant portées par de très longs pédicules s'ouvrant tous dans les lacunes sanguines à la partie inférieure du corps.

Figure VIII. — L'oozoïde est en régression depuis douze heures; les ampoules persistent ainsi que leurs pédicules et se remplissent d'éléments en histolyse; certains pédicules s'anastomosent déjà avec les voisins ou prennent des petits renflements qui sont autant de rudiments de nouvelles ampoules vasculaires. Le bourgeon B¹ issu de la larve est toujours relié à la masse de l'oozoïde en régression par son ancien pédicule ectodermique *p*, et possède déjà un de ses vaisseaux ventraux T qui va s'ouvrir dans le tube de l'ampoule la plus proche.

Figure IX. — Trois jours plus tard, l'oozoïde est réduit à une toute petite masse granuleuse O, son bourgeon B¹ est adulte et est vu par sa face ventrale.

Les pédicules des huit ampoules continuent de s'ouvrir dans le reste de l'ozooïde O, prennent de nouvelles anastomoses et s'annoncent de plus comme les premiers vaisseaux coloniaux.

L'adulte B¹ possède les deux vaisseaux ventraux que j'ai fait connaître chez les colonies âgées et qui vont s'ouvrir dans le pédicule de l'ampoule A. Son tube *p* continue à le relier avec les restes de son progéniteur O.

Figure X. — L'ascidiozoïde B¹ de première génération est en dégression depuis douze heures et il a conservé ses relations vasculaires avec les restes de son ascendant, ainsi qu'avec le vaisseau colonial voisin; les deux bourgeons B² de deuxième génération communiquent avec lui par leur pédicule ectodermique et prendront à leur tour leurs deux vaisseaux ventraux.

Les ampoules vasculaires persistent toujours; quand l'ascidiozoïde B¹ a achevé sa régression et qu'il est réduit à une toute petite masse granuleuse, les différents vaisseaux qui y débouchaient se trouvent presque en continuité par leurs bases et édifient ainsi la première ébauche d'un vaisseau circulaire.

Ce sont donc bien, comme on le voit, les pédicules des huit ampoules larvaires qui constituent les premiers vaisseaux coloniaux, auxquels viennent s'ajouter progressivement de nouvelles anastomoses, ainsi que les vaisseaux propres à chaque ascidiozoïde.

Enfin le système vasculaire peut encore se compliquer dès le début par le fait, qui n'est pas rare, de l'agglomération de plusieurs larves qui se fixent au même point et se soudent par leur tunique. Un exemple en est fourni par la jeune colonie de *Botrylloïdes* de la fig. 5 où les anastomoses se développent plus rapidement encore que chez les *Botrylles*: ce sont deux oozoïdes O et O' possédant chacun leur premier bourgeon

B^1 et qui, s'étant fixés très près l'un de l'autre, se sont fusionnés par leur tunique pour former une seule colonie, tandis que leurs vaisseaux respectifs se sont soudés par des anastomoses A. On y compte déjà dix-neuf ampoules vasculaires et les rudiments de plusieurs autres, au lieu des seize que possédaient seulement les deux larves au moment de leur fixation.

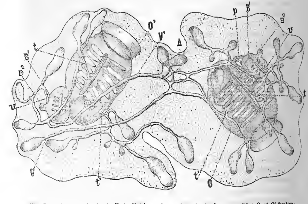


Fig. 5. — Jeune colonie de Botrylloïdes rubrum formée de deux oozoïdes O et O' fusionnés par leurs tuniques. — B^1, première génération de blastozoïdes, — B^2, seconde génération

Quant aux ampoules greffées un peu partout sur le trajet des vaisseaux sanguins, ce ne sont jamais, comme je l'ai déjà dit, que de simples renflements épidermiques servant de réservoirs sanguins ; quel que soit leur âge, elles n'évoluent jamais en nouveaux bourgeons, contrairement à l'idée acceptée alors par plusieurs ascidiologues à la suite d'observations évidemment trop superficielles.

Il résulte de toutes ces recherches que les Botryllidés sont, de toutes les Ascidies composées, celles qui vivent au plus haut degré de la vie coloniale, grâce à leur appareil vasculaire dont j'ai étudié le plan de composition général et montré la complication croissante à mesure que les ascidiozoïdes se multiplient.

*
* *

Je terminerai cette analyse en reproduisant ci-dessous la liste des différents chapitres des trois mémoires principaux (6, 8, 9) consacrés à l'étude des Botryllidés.

I. Histoire de la blastogénèse chez les Botryllidés (6)

1re Partie : ORGANOGÉNÈSE.

Chapitre I. — Développement des bourgeons chez les Botrylles. — Etude de cinq stades successifs.

Ch. II. — Développement des bourgeons chez les Botrylloïdes.

Ch. III. — Organogénèse chez la larve. Comparaison avec le développement des bourgeons.

Ch. IV. — Organogénèse : Résumé général et historique. — § 1. Branchie ; — § 2. Tube digestif ; — § 3. Organe réfringent ; — § 4. Développement de la cavité péribranchiale ; — § 5. Cavité périviscérale ; sa signification ; — § 6. Développement de l'organe vibratile et du système nerveux ; — § 7. Développement de l'organe vibratile chez les autres familles d'Ascidies composées ; — § 8 Signification de l'organe vibratile ; — § 9. Développement du cœur ; — § 10. Ganglion et nerfs ; — § 11. Affinités des Ascidies composées et des Echinodermes.

2e Partie : FORMATION DES COLONIES.

Chap V. — Formation du premier système étoilé : § 1. Bourgeonnement de la larve. Explication de son bourgeonnement unilatéral ; — § 2 à 8. Etude de huit stades successifs de la formation du premier système ; — § 9. Autres modes de formation du premier système. Processus chez les Botrylloïdes ; — § 10. Formation du premier système : résumé et historique.

Ch VI. — La blastogénèse chez les colonies âgées.

Ch. VII. — Les lois générales de la blastogénèse.

Ch. VIII. — § 1. Développement de l'appareil vasculaire colonial. — § 2. Dégénérescence des Ascidiozoïdes.

3e Partie : ÉTUDE DE LA REPRODUCTION SEXUELLE

Ch. IX. — Origine de la glande hermaphrodite.

Ch X. — Développement des follicules testiculaires.

Ch XI. — Développement des enveloppes de la larve.

Ch. XII. — § 1. Migrations successives des éléments sexuels ; — § 2. Comparaison avec les Salpes et les Pyrosomes.

Ch. XIII. — § 1. La première génération qui mûrit ses organes génitaux est seulement mâle ; — § 2. Fécondation chez les ascidiodèmes âgés.

Ch. XIV. — Cycle de l'évolution des Ascidiozoïdes.

II. Etudes biologiques chez les Tuniciers coloniaux fixés.

1re Partie : G. BOTRYLLOÏDES (8).

§ 1. Evolution de la première génération (avec 2 planches) et mécanisme de la circulation. — § 2. Evolution de la 2e génération, 1 planche. — § 3. Evolution de la 3e génération, deux planches ; — § 4. Evolution de la 4e génération, avec 2 planches — § 5. Evolution de la 5e génération, avec 2 planches ; — § 6. Evo-

III. Etudes biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés.

2e Partie : BOTRYLLIDES ET DISTOMIDÉS (9).

1o *Etudes chez le g. Botrylloides.*

2e *Etudes chez le g. Botryllus.*

II. — RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES SUR LE CŒUR ET LA CIRCULATION CHEZ LES TUNICIERS COLONIAUX FIXÉS

Fonctionnement du cœur chez les ascidiozoïdes morts et chez les ascidiozoïdes en formation dans les colonies de Botrylloïdes [in *Études biologiques chez les Tuniciers coloniaux fixés, 1re Partie, avril 1899, p. 5, 9, 20, 47*], Ante nº **8.**

10. — Sur la persistance des contractions cardiaques pendant les phénomènes de régression chez les Tuniciers. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 21 août 1899.*

Fonctionnement du cœur chez les oozoïdes des Botrylles et des Botrylloïdes (p. 42-47); Mécanisme de la circulation coloniale (p. 53-70) [in *Études biologiques sur les Tuniciers coloniaux fixés, 2e Partie, Juin 1900*], Ante nº **9.**

11. — Physiologie du cœur chez les Colonies de Diplosomes. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 23 Juin 1902.*

Le cœur présente un des phénomènes les plus intéressants de la vie coloniale des Tuniciers, et mérite une mention toute particulière pour le rôle qu'il joue dans la circulation générale pendant la régression des ascidiozoïdes.

Dans mon premier mémoire sur les Botryllidés [**6**, p. 254] j'avais été frappé de ce fait que sur les coupes microscopiques d'ascidiozoïdes en histolyse très avancée, *le cœur se montrait toujours avec ses éléments en place et parfaitement intacts;* j'en avais conclu à l'hypothèse que cet organe devait continuer à fonctionner pendant la période de dégénérescence des ascidiozoïdes, comme cela se passe chez les Insectes pendant la nymphose.

8. — Mon hypothèse se confirma tout d'abord de tous points lorsque j'étudiai sur le vivant des colonies de Botrylloïdes fixées sur des lames de verre.

Lorsqu'un ascidiozoïde est mort depuis deux ou trois jours et est réduit à une masse granuleuse informe sans la moindre trace d'organes intacts, on distingue encore, à la face inférieure de cette masse granuleuse, le cœur qui est animé des mêmes contractions rythmiques que pendant le vivant.

Tous les cœurs des ascidiozoïdes d'une même génération en dégénérescence continuent à se contracter comme pendant le vivant, et associent leurs mouvements à ceux des individus de la nouvelle génération; le renversement de la circulation continue de même à s'opérer chez tous au même instant.

Mais leurs contractions s'atténuent avec le temps, elles deviennent

moins nombreuses et moins énergiques, et vers le quatrième ou le cinquième jour elles cessent complètement ; les parois se désorganisent à leur tour. Il ne reste presque plus rien alors du corps des ascidiozoïdes morts ; leurs éléments en histolyse se sont accumulés dans les ampoules vasculaires et dans les cavités sanguines des jeunes individus.

J'ai étudié en outre avec détail, dans mon troisième mémoire sur les Botryllidés [**9**], la durée des contractions des différents cœurs, l'ordre dans lequel s'opère le renversement de la circulation et j'ai montré qu'il n'y a pas synchronisme parfait, parce que l'énergie cardiaque va en s'affaiblissant progressivement vers le second ou le troisième jour après la mort.

Mais malgré ce défaut de synchronisme dans la dernière période, il n'en est pas moins vrai que la persistance des contractions cardiaques après la mort contribue dans une très grande mesure à assurer la circulation coloniale, puisqu'elles s'associent à celles des individus vivants pour répartir dans l'ensemble des vaisseaux coloniaux l'énorme masse d'éléments cellulaires formée par l'histolyse des individus morts.

A quoi tient cette vitalité particulière du cœur ? Il suffit de remarquer que cet organe occupe, à la face ventrale, une grande lacune située précisément sur le trajet des courants sanguins, et qu'à aucun moment il ne cesse d'être parcouru par des globules sanguins ou des éléments en histolyse, qui entretiennent ainsi son excitation. Cela rappelle ce qui se passe dans un cœur isolé de grenouille ou de lapin [Porter, 1898], dont on entretient les battements pendant très longtemps en y faisant passer tout simplement un courant sanguin.

Bien plus : ces persistances cardiaques sont encore très importantes parce qu'elles paraissent montrer que les contractions ne sont pas la conséquence de réflexes, mais bien de l'excitabilité propre des parois du cœur.

En effet, après la mort, tous les organes de l'ascidiozoïde entrent en régression *y compris les éléments nerveux* ; le cœur ne se trouve bientôt plus enveloppé de toutes parts que par une masse d'éléments en histolyse et a perdu toutes ses connexions nerveuses ; ses battements paraissent donc résulter à ce moment d'une excitation directe portée sur ses parois elles-mêmes par les globules sanguins.

Ces observations concordent très exactement avec celles de Fano qui a vu le cœur embryonnaire de l'oiseau commencer à battre *alors qu'il ne possédait encore aucune trace de cellules ganglionnaires* ni aucune connexion avec le sympathique. Elles concordent aussi avec celles de Porter qui, au Congrès international de Cambridge (1898), a montré de son côté qu'un fragment musculaire découpé dans le ventricule gauche du chat, continuait à battre sous l'effet d'une injection de liquide nourricier poussée par une branche de l'artère coronaire. La *théorie*

myogène des pulsations cardiaques défendue chez les Vertébrés par Engelmann, Gaskell, Porter, trouve donc une confirmation très intéressante dans les processus physiologiques du cœur des Tuniciers.

10 — Je n'avais tout d'abord observé la persistance des contractions cardiaques que chez les ascidiozoïdes de *Botrylloïdes rubrum*. Mais le phénomène paraît général chez tous les Tuniciers coloniaux.

Dans une nouvelle communication à l'Académie des Sciences [*10*], développée l'année suivante dans mon second mémoire sur les Botryllydés [9], j'ai exposé des faits de même nature chez les *larves* en histolyse des Botrylloïdes rubrum, chez les *larves et chez les ascidiozoïdes* de Botryllus Schlosseri et de B. violaceus, et enfin chez les *Distaplia rosea* qui appartiennent à la famille des Distomidés. Partout, après la mort, le cœur reste intact au milieu de la dégénérescence générale et conserve son activité fonctionnelle jusqu'à la disparition à peu près complète du reste du corps [Voir fig. VIII et X de la planche VIII].

Précocité des battements cardiaques. — Dans les recherches qui précèdent, j'ai établi en même temps que le cœur est aussi le premier organe qui entre en activité fonctionnelle; chez des très jeunes bourgeons de *Botrylloïdes rubrum* et de *Botryllus Schlosseri* dont la taille est à peine le cinquième de l'adulte, et qui sont encore profondément enfoncés au sein de la tunique commune, on voit déjà le cœur battre en examinant les colonies par leur face inférieure; ses contractions sont parfois en synchronisme parfait avec celles des ascidiozoïdes plus anciens.

La précocité des battements doit être attribuée aux mêmes causes qui entretiennent la vitalité du cœur après la mort; du moment que cet organe occupe une grande lacune sanguine sur le trajet du torrent circulatoire entretenu par les individus plus âgés, dès que ses parois sont constituées, elles se trouvent recevoir l'excitation des globules sanguins et elles entrent en mouvement.

L'appareil branchio-intestinal n'entre en fonction que quelques jours plus tard, lorsque l'ascidiozoïde a ouvert ses deux orifices à l'extérieur à travers la tunique.

11 — Cette indépendance du cœur vis-à-vis des autres organes prend un caractère particulier d'évidence chez les *Diplosomidés*. Tout récemment, en effet, dans une nouvelle communication à l'Académie des Sciences, j'ai fait connaître des phénomènes identiques de précocité et de persistance des contractions cardiaques chez les *Diplosoma spongiforme*, dont j'avais élevé un certain nombre de colonies après avoir réussi à les faire fixer sur des lames de verre.

On sait d'après les recherches de Della Valle, de Caullery et les miennes, que le corps de chaque ascidiozoïde de Diplosome *se constitue*

aux dépens de trois bourgeons qui naissent séparément en des points déterminés du corps du parent, puis qui se soudent ultérieurement pour former le corps complet d'un autre ascidiozoïde.

Or, j'ai trouvé que dès que le cœur s'est détaché des tubes épicardiques qui l'engendrent, *il se développe très vite et se met aussitôt à battre;* il associe ses contractions à celles du cœur du parent, sans qu'il y ait toutefois synchronisme parfait.

Cependant, à ce moment, les trois tronçons qui doivent constituer le corps du jeune ascidiozoïde ne sont pas encore soudés en un tout continu, ce qui montre bien que l'activité fonctionnelle de son cœur est loin d'être intimement liée à celle du reste du corps, et qu'il jouit d'une certaine autonomie qu'il doit uniquement à sa position dans une lacune sanguine, où les globules sanguins peuvent exciter ses parois aussitôt qu'elles sont constituées.

Cela me conduit à considérer *l'ascidiodème*, c'est-à-dire l'ensemble constitué par un adulte accompagné des trois tronçons d'un jeune ascidiozoïde en formation et des deux cœurs qui battent simultanément, comme une véritable *individualité physiologique*, entièrement comparable à celle que forme un ascidiozoïde adulte de Botrylle, accompagné des bourgeons qu'il a engendrés.

Le cœur de ces mêmes Diplosomes continue également à battre pendant plusieurs jours après l'entrée des ascidiozoïdes en histolyse. Chez des larves mortes depuis quarante-huit heures et dont tous les organes ont subi une désagrégation très avancée, le cœur continue encore ses contractions, et il ne s'arrête que lorsqu'il n'a plus la force suffisante pour entretenir un courant dans l'énorme masse d'éléments cellulaires qui s'accumulent peu à peu dans les anciennes cavités sanguines et dans le cœur lui-même. Chez ces mêmes larves en dégénérescence, maintenues absolument à sec pendant cinq minutes environ, le cœur cessait aussitôt de battre; mais il suffisait ensuite d'ajouter quelques gouttes d'eau pour que les contractions reprissent, même avec une plus grande énergie qu'auparavant.

Mécanisme de la Circulation — On connaît depuis longtemps cette singulière propriété que possède le cœur des Tuniciers de changer le sens de ses contractions. Pour comprendre la morphologie de cet organe, il suffit de se rappeler qu'il se forme aux dépens d'un sac complètement clos, le *péricarde*, dont la paroi en s'invaginant constitue la *cavité cardiaque*; le sac péricardique se trouve ainsi complètement clos, tandis que le cylindre cardiaque s'ouvre aux deux bouts dans les lacunes sanguines. Ses parois se contractent progressivement d'une extrémité vers l'autre et chassent ainsi le sang dans une direction déterminée; mais au bout de quelques minutes, le cœur s'arrête, pour reprendre immédiatement ses contractions en sens inverse.

Il était évidemment intéressant de rechercher le mécanisme de la circulation chez les Tuniciers vivant en colonies comme les Botryllidés, et possédant un réseau vasculaire colonial complexe.

Les différents cœurs coordonnent-ils leurs mouvements pour assurer une véritable circulation coloniale ? ou bien chacun d'eux n'assure-t-il la circulation que chez l'ascidiozoïde auquel il appartient ? Quelle part prennent dans ces phénomènes les cœurs des ascidiozoïdes morts qui, comme nous l'avons vu, continuent encore à battre trois ou quatre jours plus tard ? Le renversement de la circulation s'opère-t-il simultanément chez tous ?

J'ai pu étudier ces faits avec tous les détails et toute la précision possibles (**8** et **9**) en particulier sur la très jeune colonie de la figure IX, pl. VIII et sur la colonie plus âgée figurée en 4, pl. II qui étaient fixées sur des lames porte-objets et assez transparentes pour se prêter à cette étude.

La première de ces colonies (fig. IX, pl. VIII) est composée d'un blastozoïde B' de première génération, accompagné de l'oozoïde O qui lui a donné naissance et qui est maintenant en régression à peu près complète, ainsi que son cœur ; l'appareil circulatoire ne comprend guère que les huit ampoules larvaires primitives maintenant longuement pédiculées, auxquelles sont venus s'ajouter les vaisseaux propres à chacun des deux individus (p. 71).

Sans entrer dans tous les détails de cette étude (**9**, p. 63-70), je dirai que le phénomène de la circulation se ramène à deux phases principales, séparées par une courte phase intermédiaire.

Dans la première, quand le cœur se contracte *d'avant en arrière*, le sang afflue de toutes part par cet organe, qui le chasse par le pédicule *p* dans toutes les ampoules périphériques, excepté dans l'une d'elles A.

Celle-ci au contraire est à ce moment gorgée de sang et se vide simultanément par le tube E, qui ramène une portion de son contenu au cœur, et par le tube *t* qui conduit le reste de ce contenu dans les sept autres ampoules, en passant par le reste O de l'oozoïde.

Les choses continuent ainsi pendant quelques minutes et il arrive un moment où l'ampoule A est à peu près vide, tandis que les sept autres sont à peu près pleines ; ou du moins la pression est telle dans ces dernières que les contractions cardiaques deviennent impuissantes à y envoyer une nouvelle quantité de sang ; elles s'espacent de plus en plus, deviennent plus pénibles et cessent subitement.

Après une phase intermédiaire dans le détail de laquelle je n'entrerai pas ici et qui ne dure pas plus de deux à trois secondes, un flot de sang s'échappe des sept ampoules pleines, se précipite tout à coup sur l'extrémité *postérieure* du cœur qui se met alors à battre très violemment, comme s'il cédait sous la poussée de l'ondée sanguine qui lui arrive

ainsi subitement et lui fait exécuter des contractions en sens inverse de tout à l'heure, c'est-à-dire d'arrière en avant.

C'est maintenant au tour de l'ampoule A à se remplir par l'intermédiaire des tubes E et *t*, tandis que les sept autres ampoules se vident (et il est à remarquer que le sang qui emprunte la voie du tube *t* ne repasse pas par le cœur).

A un moment donné, la pression sanguine atteint son maximum dans l'ampoule A, le courant s'affaiblit, les contractions cardiaques deviennent plus rares et plus difficiles, puis enfin elles cessent subitement.

A ce moment, un flot de sang s'échappant de l'ampoule pleine A, vient frapper la partie *antérieure* du cœur, qui se remet alors à battre violemment d'avant en arrière, et la première phase recommence.

Ce mécanisme circulatoire est en somme identique à celui que Lahille a décrit chez les Ascidies simples, qui manquent cependant de tubes coloniaux. L'ensemble des canaux, des ampoules et des lacunes sanguines du corps se ramène chez les Tuniciers coloniaux à deux réservoirs en communication plus ou moins directe, et qui se vident et se remplissent alternativement; le cœur, placé sur la communication des deux réservoirs, obéit au flot sanguin qui lui arrive du réservoir qui se vide et fait l'office de pompe foulante pour le chasser dans l'autre réservoir, qui se remplit. Quand celui-ci a atteint une pression suffisante pour faire échec aux contractions du cœur, celui-ci s'arrête; le réservoir plein se met alors à se vider et fait battre le cœur en sens inverse de tout à l'heure.

Il résulte de tout cela que c'est en réalité le flot sanguin qui détermine l'intensité et le sens des battements du cœur; cela est tellement vrai que le changement de courant dans les ampoules pleines précède toujours le renversement des battements cardiaques.

L'étude de la circulation chez des colonies plus âgées, possédant un certain nombre d'ascidiozoïdes, telle que celle de la fig. 4, pl. II, m'a conduit absolument aux mêmes résultats. Sans entrer dans les détails que j'ai exposés longuement (**8** et **9**), je dirai seulement que les différents ascidiozoïdes combinent leurs contractions cardiaques pour envoyer simultanément le liquide sanguin tantôt dans un sens, tantôt dans un autre; des ampoules se vident, d'autres se remplissent et de nombreux petits courants sont entretenus dans le réseau complexe qui parcourt la tuninique. Le renversement de la circulation se fait chez tous presque au même moment.

Quand une génération vient d'être frappée de régression, les cœurs des individus morts et ceux des nouveaux battent encore simultanément; le synchronisme, qui peut-être parfait au début, s'altère à la longue par suite du ralentissement progressif des contractions chez les ascidiozoïdes morts; néanmoins, le renversement de la circulation continue à avoir lieu chez tous à peu près simultanément.

III. — ÉVOLUTION DES ÉLÉMENTS SEXUELS CHEZ LES ASCIDIES COMPOSÉES

Les Migrations des éléments sexuels chez les Botryllidés et la fécondation. [Cité ant[t], thèse **6**, p. 306-336].

12. — Evolution des éléments sexuels chez les Didemnidés et chez les Diplosomidés. — *Congrès des Sociétés Savantes à la Sorbonne, 1893.*

13. — Evolution des éléments sexuels chez les Ascidies composées. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 1er octobre 1894.*

6. — Le développement particulier des Botryllidés qui fait que les divers blastozoïdes d'une colonie sont tous issus les uns des autres par voie de blastogénèse continue, et qu'ils restent en communication constante par leurs tubes vasculaires, imprime par contre-coup une évolution toute spéciale à leurs glandes génitales. J'ai établi, en effet, que *les ovules engendrés par un ascidiozoïde quelconque émigrent successivement chez plusieurs autres appartenant à des générations plus jeunes*, avant d'atteindre leur maturité et d'être fécondés.

Della Valle avait signalé incidemment la présence de jeunes ovules dans le pédicule qui reliait un bourgeon à son parent. D'autre part, à différentes reprises, dans mes recherches organogéniques chez ces Botryllidés, j'avais été frappé par la présence d'ovules plus ou moins volumineux dans les lacunes sanguines des ascidiozoïdes ou même dans les vaisseaux coloniaux. De là me vint l'idée de faire une étude précise de l'évolution des cellules germinales et de rechercher si elles ne présenteraient pas quelques rapports avec celle des Salpes et des Pyrosomes où, comme l'on sait, les œufs sont fécondés chez d'autres individus que ceux qui les ont produits.

Deux chapitres entiers de ma thèse sont consacrés à l'exposé de mes recherches sur ces questions particulièrement intéressantes, et pour ainsi dire absolument nouvelles chez les Botryllidés. (Ch. XII et XIII, p. 306-336). Je les ai étendues dans la suite à trois autres familles de Synascidies. Voici d'abord les points essentiels concernant les Botryllidés :

1° Il n'est pas exact de considérer l'oozoïde comme une forme asexuée, ainsi que le voulaient Krohn et Ganin ; il renferme très fréquemment de chaque côté de la branchie un petit amas de cellules germinales, déjà différenciées. Seulement elles n'arrivent pas à maturité chez cet oozoïde ; elles émigrent dans son bourgeon de première génération, en parcourant à l'aide du courant sanguin le pédicule creux qui relie ce bourgeon à son parent. J'ai vu les mêmes phénomènes se produire chez les six ou sept premières générations de blastozoïdes dérivés de la larve et qui

évoluent pendant l'hiver, précédant ceux qui vont pondre à la belle saison: *chacun des blastozoïdes de ces premières générations reçoit un certain nombre de jeunes ovules que lui lègue son parent et qui lui arrivent par les courants sanguins*, sans compter que chacun d'eux différencie en outre des cellules mésodermiques qui s'ajoutent aux éléments sexuels qu'il a reçus de son ascendant, et qui augmentent encore sa masse germinale.

Le courant sanguin peut entrainer, de très bonne heure, les ovules des ascidiozoïdes chez leurs bourgeons, alors même que ces derniers n'ont pas encore atteint leur taille définitive, ce qui peut faire croire à tort à l'existence de formes complètement asexuées. C'était l'opinion de Krohn, à qui ces migrations étaient totalement inconnues.

2° Dans les générations suivantes, qui évoluent pendant la belle saison, les mêmes phénomènes se continuent avec cette nouvelle particularité que les ovules les plus âgés sont fécondés et produisent des larves.

En effet, chaque ascidiozoïde adulte reçoit de son parent: 1° des œufs jeunes, nés chez celui-ci, qui n'auront pas le temps de mûrir chez l'adulte en question, en raison du peu de durée de sa vie, et qu'il transmettra à ses deux bourgeons où ils arriveront à maturité et seront fécondés; — 2° il reçoit encore de son parent d'autres œufs un peu plus avancés, que ce dernier tenait lui-même de son ascendant, et qui mûriront chez le dit adulte, fécondés par les spermatozoïdes produits par lui; mais l'autofécondation n'est évidemment qu'apparente; — 3° enfin, il produit lui-même des jeunes ovules qui émigreront non mûrs chez ses bourgeons fils, puis à demi-mûrs chez ses bourgeons petits-fils ou même chez ses arrière petits-fils, où ils arriveront à maturité et seront fécondés. Les œufs appartiennent donc successivement à trois ou quatre bourgeons de générations successives avant de mûrir. Au contraire, les spermatozoïdes ont une évolution beaucoup plus rapide et accomplissent leurs fonctions chez l'individu même qui les a produits, comme cela se passe chez les Salpes et les Pyrosomes.

Ainsi, les six ou sept premières générations issues de l'oozoïde *ne se multiplient que par bourgeons* et ne mûrissent pas leurs éléments sexuels, qui restent rudimentaires et qui émigrent tous chez les descendants. Les générations qui viennent ensuite et qui se trouvent évoluer pendant la belle saison, *forment simultanément leurs larves et leurs bourgeons*; l'ascidiozoïde adulte est d'abord *hermaphrodite*; après que ses spermatozoïdes ont fécondé ses ovules les plus âgés venus de chez sa grand'mère ou même de son arrière-grand'mère, que les larves ont été expulsées et que tous ses jeunes ovules ont émigré chez les générations suivantes, il reste seulement *mâle;* enfin, ses follicules spermatiques ne tardent pas à se vider complètement et il devient *neutre*, tandis que ses bourgeons auxquels il a légué des jeunes ovules sont

hermaphrodites ; son évolution touche alors à son terme et il ne tarde pas à entrer en régression : tels sont les trois états successifs de chaque blastozoïde pendant la saison de la ponte larvaire. Tous les individus d'une même génération se trouvent simultanément au même état : ils pondent au même moment et régressent tous en même temps.

Quant à la cause de la curieuse transmission des ovules d'un ascidiozoïde à l'autre, elle s'explique tout simplement par ce fait que dans la première période de leur développement ils sont absolument libres dans les cavités sanguines, et peuvent être entraînés facilement par le courant, tandis qu'au moment de leur maturité ils s'entourent de membranes folliculaires spéciales dont certaines se soudent aux parois maternelles pour former l'ouverture de l'oviducte ou du spermiducte, de telle sorte que les masses sexuelles, ainsi suspendues, résistent désormais au courant sanguin dans lequel elles sont plongées.

J'ajoute que les ovules d'un blastozoïde peuvent fort bien ne pas s'arrêter tous dans les deux bourgeons qu'il porte à droite et à gauche ; ils peuvent être entraînés plus loin, dans d'autres bourgeons quelconques de la colonie. On en trouve fréquemment qui errent dans les vaisseaux coloniaux, entraînés par le torrent circulatoire qui finira par les abandonner dans un jeune ascidiozoïde quelconque où le courant sanguin se trouvera suffisamment ralenti.

Y a-t-il plusieurs générations d'ascidiozoïdes qui produisent des larves dans le cours d'une belle saison ? Dans mes premières recherches (6), je n'avais pu réussir à conserver des colonies vivantes pendant un temps assez long pour élucider ce point particulier. Mais dans la suite, lors de mes nouvelles recherches biologiques sur des cormus vivants (**9**), j'ai constaté que toutes les générations qui se succèdent pendant le cours de l'été pondent des larves, en même temps qu'elles continuent à former régulièrement leurs bourgeons (Voir p. 69).

12. — Après avoir étudié l'évolution des éléments sexuels chez les *Botryllidés*, je devais naturellement rechercher si les migrations ovulaires ne présentaient pas un caractère de généralité chez les autres familles de Synascidies.

Je trouvai, en faisant l'embryogénie des *Didemnidés* et des *Diplosomidés* [Did. niveum et Did. cerum, Diplosoma spongiforme], que chez ces formes, les organes génitaux des jeunes bourgeons ne sont pas non plus des formations entièrement nouvelles et indépendantes, *mais qu'il y a continuité du cordon sexuel du parent chez les bourgeons qu'il engendre*. Au moment de l'émission des larves, on trouve que chaque ascidiozoïde adulte est accompagné d'un autre, formé de deux tronçons soudés ou sur le point de l'être, et qui lui-même présente déjà les ébauches d'un troisième.

L'unité morphologique de cette triade d'ascidiozoïdes inégalement développés, greffés les uns sur les autres, et que j'ai appelée un *ascidiodème*, est accusée non seulement par les rapports de leurs organes entériques et respiratoires, mais encore par la continuité des éléments sexuels de l'adulte. A côté des follicules testiculaires de celui-ci, se trouve en effet le reste du cordon ovarien qui a déjà fourni les œufs d'où sont sorties les larves ; le cordon s'effile en cheminant à côté du canal déférent et vers sa partie supérieure, il ne présente plus que des cellules indifférenciées. A un certain moment, il quitte le canal déférent et va se prolonger jusque dans la région abdominale du second ascidiozoïde de l'ascidiodème, où il se développera et se différenciera pour fournir les glandes génitales de cet ascidiozoïde ; de là, il se prolongera ensuite chez le plus jeune individu de l'ascidiodème, et ainsi de suite. Ce cordon génital continu rappelle celui des Salpes et des Pyrosomes.

13. — Enfin, un peu plus tard, je trouvai des phénomènes de même ordre dans la famille des *Polyclinidés* [Amaroucium proliferum, Am. Nordmani, Morchellium argus] ; ici, le corps se continue au-dessous de l'intestin par un long pédoncule ou postabdomen, que parcourent le tube épicardique et les organes génitaux. Au moment où le postabdomen se découpe en segments successifs qui évolueront en autant de nouveaux bourgeons, il renferme encore un reste d'ovaire sous la forme d'une longue bande cellulaire qui se découpe elle-même en autant de tronçons; chaque nouveau bourgeon se trouve ainsi pourvu, dès l'origine, d'un petit cordon génital indifférencié qu'il a reçu du parent. Le sectionnement du postabdomen des Polyclinidés rappelle celui du stolon des Salpes, avec cette différence très secondaire que chaque segment de ce dernier ne renferme jamais qu'un seul œuf.

En résumé, j'ai trouvé que le phénomène si intéressant de la transmission des éléments sexuels, qui n'était d'abord connu que chez certaines formes nageantes (Pyrosomes et Salpes), existe également chez quatre familles différentes d'Ascidies composées (Botryllidés, Didemnidés, Diplosomidés et Polyclinidés), dont il accuse ainsi au plus haut degré le caractère colonial, en même temps qu'il marque le caractère de continuité de chaque bourgeon avec son ascendant.

IV. — EMBRYOGÉNIE DES DIPLOSOMIDÉS

14 — La blastogénèse chez les larves de *Diplosoma spongiforme*. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 19 janvier 1891.*
15. — Observations sur le bourgeonnement des *Didemnidés* et des *Diplosomidés*. Dimorphisme des larves. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 16 février 1891.*
16. — Embryogénie de la larve double des *Diplosomidés*. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 14 mars 1898.*
17. — La larve double des Diplosomidés et la tachygénèse. En collaboration avec M. Edm. Perrier, Directeur du Muséum. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 8 aout 1898.*

En même temps que je faisais mes recherches sur l'évolution des Botryllidés, j'en poursuivais également du même ordre chez deux familles voisines, les *Diplosomidés* et les *Didemnidés*, dont plusieurs ascidiologues, Gegenbaur, Ganin, Giard, Della Valle et Jourdain, nous avaient déjà fait connaître un certain nombre de particularités embryogéniques très bizarres, et particulièrement ce fait que tout individu de la colonie se constituerait par la soudure de deux bourgeons nés indépendamment l'un de l'autre sur le parent (Ganin et Della Valle).

Une étude précise et complète de l'embryogénie de ces animaux s'imposait donc pour les rapports qu'il y aurait lieu d'y rechercher avec celle des groupes voisins.

14. — En premier lieu, j'élevai des larves après être parvenu à les faire fixer sur des lames porte-objets, ce qui permettait de les observer sur le vivant par transparence.

Dans une première communication, je montrai que la larve de *Diplosoma spongiforme* ne renfermait à l'éclosion et dans les premiers jours suivants que deux ascidiozoïdes aussi développés l'un que l'autre, et que sous ce rapport elle ne différait pas de ce que Gegenbaur et Macdonald nous avaient fait connaître respectivement chez les *Diplosoma gelatinosum* et *Diplosoma Rayneri*.

Ce que certains ascidiologues avaient pris pour un troisième ascidiozoïde chez la larve, n'était pas autre chose qu'une masse brune de vitellus nutritif, qui arrive à s'épuiser à peu près totalement dans les vingt-quatre heures qui suivent la fixation, sans que d'autres individus soient encore venus s'ajouter aux deux premiers.

Je montrai en outre qu'à aucun moment de l'évolution de ces larves et des jeunes colonies qu'elles engendrent, les ampoules vasculaires ectodermiques qu'elles envoient au sein de la tunique, *ne se transforment en nouveaux bourgeons*, contrairement à ce qu'admettaient encore plusieurs ascidiologues ; sous ce rapport il y a identité entre ces ampoules et celles des Botryllidés.

Quelques jours plus tard, Lahille, dans une Note à l'Académie, trouvait chez une autre forme de Diplosomidé [*Pseudodidemnum cristallinum*] des résultats identiques aux miens.

15. — Continuant mes recherches dans cet ordre d'idées et me préoccupant particulièrement de la rapidité de la blastogénèse, je trouvai chez les Didemnum (D. niveum et D. cereum) un *dimorphisme larvaire* extrêmement intéressant.

Ces Didemnum produisent, dans certaines conditions que je ne saurais préciser, deux sortes de larves : 1° des petites larves ordinaires constituées par un seul individu et qui, à l'éclosion, ne portent que des rudiments très faibles d'un premier blastozoïde, qui ne se développera d'ailleurs qu'avec une grande lenteur ;

2° d'autres larves très volumineuses, pourvues d'une masse considérable de vitellus nutritif et qui, après s'être fixées seulement vers le quatrième jour, engendrent très rapidement quatre ou cinq bourgeons aussitôt après la fixation.

Ces larves sont les seules, avec celles des *Diplosomoïdes* [fam. des Diplosomidés] observées par Lahille, qui présentent un tel dimorphisme, que j'ai vainement cherché depuis chez d'autres Tuniciers.

16. — La larve des Diplosomes possédant à l'éclosion deux ascidiozoïdes également développés et persistant tous les deux pour former la nouvelle colonie, la question se posait de savoir si on se trouvait en présence d'un *embryon double* dû à une segmentation particulière de l'œuf, ou bien si l'un des deux individus n'était pas tout simplement le résultat d'un bourgeonnement très précoce de l'autre, autrement dit d'une *tachygénèse* très accentuée, pour employer l'expression de M. E. Perrier.

Mais les stades évolutifs des larves sont d'une singulière complication et extraordinairement difficiles à interprêter ; l'étude par transparence est insuffisante pour élucider tous les points et il est de toute nécessité d'avoir recours aux coupes microscopiques sériées pour reconstituer toutes les phases de développement. Cette méthode matériellement très longue, jointe à la disparition momentanée des colonies de Diplosomes à St-Vaast à la suite d'hivers rigoureux, ne me permit de terminer cette étude qu'après que Salensky eût publié lui-même une étude importante sur la question.

Mais en raison des processus si curieux de l'évolution de ces larves, il n'était pas inutile de confirmer ou d'infirmer les résultats de Salensky, et dans une communication à l'Académie, je résumai les longues et délicates observations que j'avais poursuivies pendant plusieurs années sur le même sujet. Certaines sont la confirmation et d'autres le complément ou la critique de celles de Salensky.

En premier lieu, mes résultats sur le développement de l'appareil branchio-intestinal confirment ceux du naturaliste russe :

La segmentation de l'œuf donne une cavité entérique primitive en

forme d'*U*. La branche latérale de gauche s'isole peu à peu et s'étrangle progressivement en deux tronçons dont le plus inférieur devient l'intestin terminal de l'individu ventral, tandis que le supérieur forme l'intestin de l'individu dorsal, que l'on appelle l'*oozoïde* parce qu'il porte la vésicule sensorielle, les papilles adhésives et la chorde.

La branche latérale droite de l'*U* se transforme de son côté d'abord en deux sacs à peu près parallèles, l'un qui est le *sac branchial primitif*, l'autre le *sac stomacal primitif*. Le premier de ces sacs s'étrangle ensuite progressivement pour produire le *sac branchial* de l'individu ventral et *celui* de l'individu dorsal.

Le *sac stomacal primitif* s'étrangle de même en deux autres qui deviennent respectivement l'estomac de l'individu ventral et de l'individu dorsal.

Chaque individu se constitue finalement par la soudure de ses trois tronçons : branchie, estomac et intestin (fig. 6). A l'éclosion, les deux estomacs et les deux intestins sont encore reliés respectivement par un canal de communication *c* et *e* qui se détruit peu à peu.

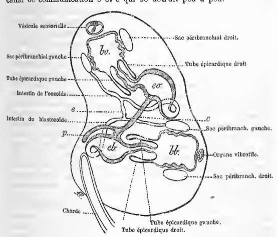


Fig. 6. — **Schéma d'une larve de Diplosoma au moment de l'éclosion.** — *bo*, sac branchial de l'oozoïde ou individu dorsal avec son estomac *eo* ; — *bb*, sac branchial du premier blastozoïde ou individu ventral avec son estomac *eb* ; — *e*, communication temporaire entre les deux intestins ; — *c*, communication temporaire entre les deux estomacs ; — *p*, reste d'un diverticule de la cavité entérique primitive.

En second lieu, j'ai établi trois autres points non moins importants que les précédents :

1° La larve possède à l'éclosion un petit cordon cellulaire *p* (fig. 6) que Salensky a regardé comme un diverticule secondaire du sac stomacal primitif et qui, en réalité, est une formation beaucoup plus précoce. C'est *un diverticule de la cavité entérique primitive* se continuant dans la profondeur du vitellus jusqu'à l'origine de la chorde, sous laquelle il se termine. Je lui attache une grande importance phylogénétique et je le considère comme un reste du tube digestif de la forme ascidienne primitive, chez laquelle ce tube aurait eu une forme allongée et parallèle à la chorde dorsale.

2° Il se développe chez la larve des *tubes épicardiques* exactement comme chez les individus nés par voie agame (fig. 6). Chacun des deux sacs branchiaux envoie deux tubes épicardiques dont les extrémités se soudent en forme d'*U*; la portion médiane de ce dernier s'isole ensuite pour former le *sac péricardique*, lequel invagine ses parois pour donner le *cœur*.

Ce dernier organe se développe donc conformément à un processus très répandu chez les Tuniciers, et *non aux dépens d'un amas de cellules mésenchymateuses* comme l'avait trouvé Salensky.

3° Enfin, des larves élevées en aquarium après fixation sur des lames porte-objets, m'ont montré que les deux individus qui existent à l'éclosion bourgeonnent tous les deux pour constituer la nouvelle colonie. Les coupes microscopiques montrent de leur côté que les nouveaux ascidiozoïdes s'ébauchent sur les individus de la larve double bien longtemps avant l'éclosion, et que chacun d'eux se constitue aux dépens de trois tronçons distincts, à savoir : un premier diverticule des tubes épicardiques du parent donnera la *branchie et l'œsophage* ; un deuxième diverticule envoyé par l'œsophage du parent donnera l'*estomac* et l'*intestin moyen* ; — enfin un petit renflement du rectum du parent deviendra le *rectum* du nouvel ascidiozoïde. Toutefois ce troisième tronçon n'est pas encore apparu à l'éclosion de la larve.

Sur ces nouveaux points, Salensky avait encore complètement méconnu le rôle des tubes épicardiques et décrit que chaque nouvel ascidiozoïde se développe en entier aux dépens d'*un diverticule unique de l'œsophage maternel*.

Ces deux premiers blastozoïdes se forment donc en réalité à l'aide de trois ébauches distinctes comme tous les suivants, d'après le processus général que Caullery a développé et précisé en 1894 chez les colonies plus âgées des Diplosomes, et que j'ai confirmé moi-même vers la même époque [**13**].

17. — Et maintenant quelle interprétation convient-il de donner à

cette singulière larve naissant avec deux individus complètement développés et les rudiments de deux autres ?

Si l'on tient seulement compte de l'égal développement de ces deux individus, de leur persistance après la fixation et de leur bourgeonnement simultané, alors que l'oozoïde des Botryllidés et des Pyrosomes entre en régression même avant d'avoir conduit son premier bourgeon à maturité, on est naturellement porté à croire avec Salensky que l'on se trouve en présence d'*une véritable bipartition de l'embryon.*

Mais l'évolution du système nerveux que j'ai suivie dans ses moindres détails et dont il n'a pas encore été question jusqu'à présent, vient fournir des arguments décisifs contre cette interprétation.

La masse nerveuse de l'individu ventral n'est nullement le produit d'une division plus ou moins précoce du ganglion de l'embryon. J'ai démontré en effet que le système nerveux de cet individu ventral se constitue *secondairement* aux dépens de celui de l'individu dorsal, que ses éléments ont la structure histologique du ganglion des blastozoïdes ordinaires et diffèrent ainsi fondamentalement des grosses cellules ganglionnaires qui constituent la masse nerveuse de l'oozoïde ; qu'enfin cet individu ventral conserve son ganglion absolument intact après la fixation, tandis que celui de l'individu dorsal seul régresse et fait place à un autre de formation secondaire, conformément au processus qui s'observe chez les oozoïdes de tous les autres Tuniciers

Aussi cette évolution du système nerveux nous a-t-elle paru, à M. Edm. Perrier et à moi, un fait déjà suffisant pour s'opposer *à ce qu'on puisse regarder l'individu ventral comme autre chose qu'un blastozoïde,* malgré les apparences fournies par la bipartition extrêmement précoce des diverticules de la cavité entérique primitive.

De plus, la comparaison de la larve des *Diplosomes* avec celle des *Didemnum* qui ne possède que l'ozooïde à l'éclosion et qui bourgeonne beaucoup plus lentement, avec intervention des tubes épicardiques, nous a montré que le développement de la première se relie directement à celui de la seconde : *par le seul effet d'une tachygénèse active,* l'un des tubes épicardiques des Diplosomes se transforme directement en sac branchial du blastozoïde ; puis il y a formation simultanée, par l'étranglement d'un même diverticule, de parties (les deux œsophages et les deux rectums) qui se trouvent ainsi d'emblée en communication les unes avec les autres, tandis qu'elles ne se forment que successivement et se soudent ensuite chez les Didemnum.

V. — AUTRES RECHERCHES EMBRYOGÉNIQUES DIVERSES

18. — Développement de l'organe vibratile chez les bourgeons des différentes familles d'Ascidies composées. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 1er février 1892.*

19. — Développement des bourgeons de *Circinalium concrescens* et d'*Amaroucium proliferum*. — *Bulletin de la Soc. des Sciences nat. de l'Ouest, t. II, 1er Juillet 1892.*

20. — Evolution du système nerveux et de l'organe vibratile chez les larves des Polyclinidés *(Fragarium et Amaroucium)*. — *C. R. de l'Académie des Sciences*, 25 février 1895.

21. — Contributions à l'embryogénie des Ascidies simples. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 29 juillet 1895.*

18. — J'ai exposé plus haut (p. 35) le processus du développement et la signification de *l'organe vibratile* chez les larves et les bourgeons des Botryllidés. Mais comme mes résultats se trouvaient très différents de ceux qui étaient alors admis(1), j'étudiai le développement de cet organe chez les bourgeons des différentes autres familles de Synascidies, afin d'établir quel degré de généralité présentait le mode d'évolution que j'avais fait connaître chez les premières formes étudiées.

Je m'adressai successivement aux Polyclinidés [*Circinalium concrescens* et *Amaroucium proliferum*], aux Diplosomidés [*Diplosoma spongiforme*], aux Didemnidés [*Did. cerum, Did. niveum*], aux Pérophores et aux Clavelines.

Chez les bourgeons de toutes ces formes, l'organe vibratile évolue exactement comme chez les Botryllidés : il débute par un diverticule dorsal de la cavité entérique primitive, qui se dirige en avant pour aller s'ouvrir secondairement dans le futur sac branchial, tout près de la bouche où il devient le pavillon cilié ; pendant ce temps sa partie postérieure s'oblitère, perd toute communication avec la cavité entérique et entre en prolifération pour donner une petite masse glandulaire à volume très variable.

Toutes les recherches plus récentes faites sur cette même question par Oka *(Botryllidés)*, par Hjort et Mlle Bonnevie [bourgeons de *Distaplia* et de *Glossophorum*] et enfin par Caullery [*Glossophorum, Circinalium, Diplosoma gelatinosum*] *n'ont fait que confirmer la description que j'avais donnée de ce processus chez les diverses familles de Synascidies.* On a complètement abandonné, par suite, la dénomination *d'hy-*

(1) Van Beneden et Julin, en particulier, avaient homologué cet organe avec l'*hypophyse* des Vertébrés à la suite de leurs recherches sur l'embryogénie de la Claveline.

pophyse ou de *glande hypophysaire* que Van Beneden et Julin avaient donnée à l'organe vibratile, à la suite d'études incomplètes qui leur avaient montré seulement le stade ultime de son évolution, celui où cet organe, déjà complètement clos en arrière, s'ouvre en avant dans la cavité branchiale et se présente comme un simple diverticule de cette cavité, à la façon de l'hypophyse des Vertébrés.

Étant donnée son apparition précoce en même temps que le péricarde, les sacs péribranchiaux et les tubes épicardiques, l'organe vibratile doit être considéré comme un organe éminemment ancestral qui a joué vraisemblablement un rôle important chez les formes primitives des Tuniciers; mais la partie glandulaire qui suit l'entonnoir vibratile présente de très nombreuses variations chez les formes actuelles, sans compter qu'elle subit une atrophie progressive dans le cours de l'évolution d'un même ascidiozoïde; ne serait-ce pas un organe en voie de disparition?

19. — Dans cette note, j'expose le développement des principaux organes des blastozoïdes des Polyclinidés [*Circinalium concrescens* et *Amaroucium proliferum*], dont je n'avais étudié que l'origine de l'origine vibratile dans le travail précédent (18).

J'ai montré, en particulier, que chez les *Circinalium concrescens* la cavité péribranchiale se forme par deux entroflexions latérales de la cavité entérique primitive. Celle-ci envoie en même temps à sa partie postérieure deux diverticules symétriques qui sont les *tubes épicardiques*; ces derniers se fusionnent bientôt et s'allongent dans tout le pédoncule dont ils constituent le sac endodermique interne ; enfin leur extrémité laisse détacher un petit sac clos ou *péricarde* dont la paroi s'invagine pour former le cœur.

Chez les bourgeons d'*Amaroucium proliferum* j'ai complété un certain nombre de points que Kovalewsky avait négligés ou mal observés, particulièrement l'origine du cœur. Cet auteur avait bien décrit les relations des deux tubes épicardiques avec le sac entérique primitif, mais il n'avait pas vu que l'extrémité inférieure de ces tubes s'isole pour former le *péricarde* et le *cœur*.

20. — Dans mes recherches sur l'embryogénie des Botryllidés, j'avais trouvé que l'organe vibratile se forme par un processus identique *chez les larves et chez les bourgeons*. Or, trois ans plus tard, Hjort en étudiant les *Distaplia* confirma bien les résultats auxquels j'étais arrivé chez les bourgeons, mais il trouva chez l'oozoïde une évolution tout à fait différente : l'organe vibratile s'y trouvait être tout simplement *un reste du tube nerveux larvaire formé aux dépens de l'épiblaste*, au

lieu d'être comme chez les bourgeons un diverticule de la cavité entérique primitive.

La question soulevée par Hjort était importante: chez une même espèce, l'embryogénèse et la blastogénèse procéderaient-elles réellement de façon différente pour certains organes? Sans doute une telle plasticité évolutive n'eût pas été un fait nouveau, car on commençait déjà à s'apercevoir à cette époque que la théorie des feuillets n'a pas la rigueur qui lui avait été assignée tout d'abord. D'autre part, les processus de la blastogénèse ne doivent pas nous apparaître forcément identiques, à priori, à ceux de l'embryogénie, puisque le bourgeon reçoit généralement de son progéniteur des ébauches différenciées d'organes, dont l'évolution ultérieure pourrait ne pas être la même que chez la larve, qui doit constituer son organogénèse de toutes pièces.

J'étudiai donc à ce point de vue le développement de l'organe vibratile et du système nerveux chez les larves des deux espèces de Polyclinidés, *Amarœcium Nordmani* M. Edw et *Fragarium elegans* Giard.

Je suivis simultanément l'évolution du tube nerveux, de la vésicule sensorielle et de l'organe vibratile. Celui-ci débute de très bonne heure, comme chez les bourgeons, par un diverticule de la cavité entodermique qui s'avance dans la région dorsale pour aller s'ouvrir secondairement à la partie antérieure de la future cavité branchiale; mais avant de déboucher dans cette cavité, *ce diverticule rencontre sur son passage la vésicule sensorielle;* il s'accole latéralement à ses parois, puis s'ouvre temporairement dans sa cavité, tout en continuant sa marche en avant vers la base du siphon branchial. Quelque temps avant l'éclosion, cette communication s'oblitère, le tube de l'organe vibratile se sépare complètement de la vésicule sensorielle, et son pavillon cilié, ouvert dans la chambre branchiale, se continue en arrière par un petit cordon qui s'effile vers l'ouverture cloacale.

Le processus est donc identique chez le bourgeon et chez la larve, avec cette seule particularité que le tube vibratile de l'oozoïde s'ouvre momentanément dans la vésicule sensorielle qu'il rencontre sur son passage en s'avançant dans la cavité branchiale.

Un autre point m'occupa particulièrement dans ces recherches embryogéniques. On sait que le tube nerveux et la vésicule sensorielle de la larve se détruisent au moment de la fixation, et qu'ils sont remplacés par un autre ganglion définitif et de nouvelle formation. Ce nouveau ganglion est-il partout une production de l'ancien, comme je l'avais déjà décrit chez les Botryllidés [6] ou bien résulte-t-il d'une simple prolifération des parois du tube dorsal, comme le voulaient certains auteurs?

Les larves de *Fragarium elegans* et d'*Amarœcium Nordmani* me montrèrent très nettement que le ganglion de l'oozoïde fixé *résulte*

d'une prolifération des parois de la vésicule sensorielle, et que la masse ganglionnaire des petites cellules ainsi formées va se concentrer à la face dorsale de l'organe vibratile, à laquelle elle s'accole par endroits, au point de laisser croire qu'elle est une production des parois de ce tube.

Ces résultats, que j'ai retrouvés un peu plus tard (21) chez deux ascidies simples [*Ascidia villosa, Cynthia morus*] sont également conformes à ceux de Hjort *(Distaplia)* et de Willey *(Ciona)*.

21. — Cette communication est le résumé des recherches embryogéniques que j'ai faites chez deux espèces d'ascidies simples en vue d'élucider un certain nombre de points encore controversés ou inconnus, et de comparer leur organogénèse avec celle des formes bourgeonnantes que j'avais étudiées précédemment.

Je me suis adressé à deux espèces, *Cynthia morus* et *Ascidia villosa*, se distinguant l'une de l'autre par une énorme quantité de vitellus nutritif que la première seule possède, et me suis attaché particulièrement à l'étude de quatre points principaux : *l'origine de la cavité péribranchiale, l'évolution des tubes épicardiques et du cœur, le développement du système nerveux et de l'organe vibratile.*

J'ai parlé de ce dernier point un peu plus haut (**20**) et je vais analyser également ici les trois autres, à cause des comparaisons embryogéniques qu'on en tire avec les Vertébrés et des objections nouvelles qu'ils permettent de formuler contre la théorie des feuillets.

I. — *Origine de la cavité péribranchiale.* — L'origine de cette cavité donne lieu aux mêmes controverses que l'organe vibratile. Les ascidiologues qui s'étaient occupés du développement des bourgeons chez les Synascidies postérieurement à la publication de mes premiers travaux [6 et 19], s'accordaient avec moi pour décrire les deux sacs péribranchiaux comme des diverticules de la cavité entérique primitive.

Mais l'unanimité n'existait plus pour ce qui concerne l'évolution de ces sacs péribranchiaux chez la larve. Trois opinions étaient en présence : 1° L'opinion ancienne et classique de Kovalewsky, confirmée d'abord par Willey et Seeliger *(Ciona)* et plus récemment par Caullery, était que ces sacs se forment à l'aide de deux invaginations *ectodermiques* qui entourent peu à peu le sac branchial ; — 2° Della Valle, chez une autre ascidie simple *(Ascidia mentula)*, les décrivait comme deux extroflexions de la cavité entérique, conformément à ce qui se passe chez les bourgeons des Synascidies ; — 3° enfin Van Beneden et Julin, chez la Claveline, émettaient une opinion intermédiaire : *l'ectoderme* envoie deux invaginations profondes qui vont s'ouvrir dans deux extroflexions *endodermiques* correspondantes de la cavité entérique,

donnant aussi momentanément la disposition qui persiste chez les Appendiculaires.

Ici il y a un double intérêt à approfondir et à préciser l'évolution de l'organe qui nous occupe : Y a-t-il réellement des processus différents chez les bourgeons et chez les larves d'une même espèce? En second lieu, les processus peuvent-ils également varier chez les larves des divers Tuniciers, apportant ainsi une grave critique à la théorie des feuillets, et établissent-ils l'homologie de la cavité péribranchiale de ces animaux avec celle de l'Amphyoxus, regardé généralement comme le vertébré le plus voisin des Tuniciers?

Dans mon premier mémoire des Botryllidés (6), j'avais trouvé que la cavité péribranchiale de l'oozoïde se constitue exactement comme chez le bourgeon, par deux extroflexions de la cavité entérique primitive; un peu plus tard [20] je retrouvai les mêmes processus chez les larves de deux autres Synascidies [*Amaroucium Nordmani* et *Fragarium elegans*] ; ce fut à ce même résultat enfin que j'arrivai dans mes recherches sur l'embryogénie des Ascidies simples [21] que j'analyse ici [*A. Villosa* et *Cynthia morus*], confirmant ainsi pour la troisième fois les résultats de Della Valle chez une autre ascidie simple, *Ascidia mendula*.

Deux extroflexions latérales de la cavité entérique croissent rapidement et vont s'accoler chacune à l'ectoderme; ce dernier feuillet s'invagine légèrement aux points de contact et s'y perce, donnant ainsi deux nouvelles ouvertures larvaires qui s'ajoutent à celle du stomodeum. Conformément à la description ancienne de Kovalewsky [*Phallusia*], ces deux ouvertures primitives se rapprochent peu à peu vers la ligne médiane et dorsale, et se fusionnent en une seule qui sera l'ouverture cloacale.

Les divergences qui séparaient les ascidiologues sur l'origine des sacs péribranchiaux persistent donc encore après mes nouvelles recherches; à mon avis, elles tiennent beaucoup moins à des observations insuffisamment approfondies, qu'à l'existence réelle de processus différents, due à une plasticité tout à fait spéciale des tissus embryonnaires chez les Tuniciers. Qu'y aurait-il d'étonnant à ce que les feuillets se comportassent parfois différemment dans la formation des seuls sacs péribranchiaux, alors que l'origine entièrement *ectodermique* de ces sacs n'est nullement contestée chez les Doliolum et les Pyrosomes, et que tous les organes sans exception des Doliolum ont même été décrits comme dérivant uniquement du feuillet ectodermique?

II. — *Epicarde et cœur.* — L'épicarde est une formation que Kovalewsky a signalée le premier en 1874 chez les Pérophores, mais dont l'origine, la morphologie et le rôle n'ont été précisés que beaucoup plus tard (1882) par Van Beneden et Julin chez la *Claveline*: la cavité enté-

rique pousse de très bonne heure en arrière deux diverticules latéraux et symétriques *(procardes)*, qui ne tardent pas à se souder par leur extrémité libre ; cette partie commune s'isole à son tour et devient le *sac péricardique*, dont la paroi supérieure se creuse en gouttière et donne ainsi une nouvelle cavité qui est le *cœur*.

Puis les deux procardes se séparent de la cavité endodermique larvaire par leur extrémité antérieure, tandis que leur extrémité postérieure, toujours fusionnée en un seul sac, s'allonge peu à peu dans toute l'étendue du pédoncule; cette extrémité s'appuie exactement sur la gouttière du cœur qu'elle ferme complètement, réduisant ainsi l'organe à un cylindre ouvert seulement à ses deux bouts et complètement entouré par le péricarde. C'est cette disposition anatomique qui a valu à ce tube la dénomination *d'épicarde* que Van Beneden et Julin lui ont donnée et qu'il a gardée depuis.

Dans mes études sur les Tuniciers, je me suis appliqué à rechercher quel degré de généralité présentait *l'épicarde*, comment il se comportait dans la blastogénèse chez les formes bourgeonnantes, et enfin si les espèces non bourgeonnantes comme les Ascidies simples possédaient quelque formation homologue.

1° Dans une première communication [**19**, 1892] et un peu plus tard dans ma thèse [**6**, 1893], j'ai exposé que j'avais retrouvé chez les bourgeons des *Polyclinidés (Amaroucium Nordmani, Circinalium concresceus)*, des *Pérophores* et des *Clavelines*, les mêmes processus que Van Beneden et Julin avaient décrits auparavant chez les Clavelines.

2° Dans ma thèse [**6**], j'ai également suivi l'évolution de l'épicarde et du cœur chez les larves et les bourgeons des *Botryllidés (Botryllus violaceus, Botrylloïdes rubrum)*, et cela avec d'autant plus de soin et de détails que les processus, par un effet de la tachygénèse, sont un peu différents de ceux des Polyclinidés.

Chez ces formes, le sac péricardique se détache d'emblée de la vésicule entérique primitive, sans intervention des tubes épicardiques, puis il se creuse en gouttière pour former le cœur et le péricarde. D'autre part, la vésicule entérique engendre à sa partie postérieure deux diverticules épicardiques qui, au lieu de se fusionner et de se séparer de cette vésicule comme cela se passe chez les Polyclinidés, s'allongent séparément vers la partie postérieure du bourgeon en s'appliquant d'une part sur la paroi du corps, d'autre part sur le tube digestif ; celui-ci en se recourbant les repousse et s'en coiffe comme d'un mésentère; ils limitent ainsi une pseudo-cavité générale dans laquelle flottent les viscères, et que j'ai appelée la *cavité périviscérale*.

Embryogéniquement, ces deux sacs périviscéraux sont les homologues des tubes épicardiques. Dans la suite, Newstead (1894) et Damas (1899), établissaient à leur tour une pareille homologie entre

la cavité périviscérale des Ciones et l'épicarde des Clavelines.

J'ai en outre montré que si les tubes épicardiques des Botryllidés ne jouissent pas de la faculté blastogénique comme ceux des Polyclinidés, des Pérophores et des Clavelines, cela tient tout simplement au mode de fixation de ces Tuniciers et à la disposition morphologique spéciale de leur épicarde. Au lieu de prendre une position verticale comme les Polyclinidés, les Botryllidés se sont couchés sur toute leur face ventrale, et leur intestin en se recourbant s'est coiffé des tubes épicardiques, qui se sont trouvés dans l'impossibilité de s'allonger. La blastogénèse au lieu de se produire sur ces tubes ainsi modifiés morphologiquement, s'est transportée sur les parois latérales des sacs péribranchiaux qui, ainsi que je l'ai démontré, ne sont chez les Botryllidés que des diverticules antérieurs de la cavité entérique, et par conséquent des formations de même nature que les tubes épicardiques nés à la partie postérieure de cette même cavité; leur communication embryonnaire persiste d'ailleurs pendant toute la vie.

3° Parallèlement à mes recherches embryogéniques chez les *Polyclinidés* et les *Botryllidés*, j'en poursuivais du même ordre chez les *Diplosomidés* et les Didemnidés, sur lesquels mon attention était appelée par les faits singuliers que plusieurs ascidiologues avaient observés dans la formation des bourgeons de ces animaux: les blastozoïdes s'y développaient à l'aide de plusieurs tronçons distincts nés sur des points différents du parent, et qui se soudaient ultérieurement en un individu complet.

Caullery, qui étudiait ce même sujet, me devança dans la publication de ses résultats (1894) et montra en particulier que c'est aux dépens des sacs épicardiques que se constitue ce qu'on appelle le *bourgeon thoracique* (œsophage et branchie), qui se soude dans la suite à deux autres ébauches nées respectivement sur l'œsophage et sur le rectum du parent, et dont l'ensemble constitue un nouvel individu entier.

Les résultats auxquels j'étais arrivé de mon côté confirmaient ceux de Caullery sur le rôle des tubes épicardiques dans la blastogénèse et la formation du cœur, et je me contentai de l'indiquer en quelques lignes, dans une note à l'Institut (13), me réservant de publier plus en détail mes recherches sur l'oozoïde de ces mêmes animaux (p. 87).

4° Etendant mes recherches chez les Ascidies simples (21) où aucune formation homologue aux tubes épicardiques n'avait été encore signalée, je démontrai le premier *(Ascidia villosa* et *Cynthia morus)* qu'elles possèdent également un épicarde dont l'évolution, que je suivis chez des larves à différents stades, rappelle beaucoup celle des Botryllidés; la partie postérieure des tubes se moule également autour du tube digestif à la façon d'un mésentère, délimitant encore une pseudo-cavité générale ou *cavité périviscérale;* la faculté blastogénique disparaît de même,

mais sans se reporter dans une autre région comme cela a lieu chez les Botryllidés.

Tout récemment (1899), Damas a constaté l'existence de l'épicarde chez une autre ascidie simple *(Ciona Intestinalis)* et homologué, comme je l'avais fait depuis longtemps, l'épicarde avec les sacs périviscéraux.

Quant au *sac péricardique* des deux ascidies simples que j'ai étudiées, il évolue exactement comme celui des Botryllidés; il se détache directement et de très bonne heure de la cavité entérique, sans participation de l'épicarde. Cette indépendance du cœur et de l'épicarde a été d'ailleurs confirmée par Willy et Damas (Cione).

5º Enfin dans mes recherches sur l'embryogénie des larves des *Diplosomidés* [**16**, 1898], j'ai suivi également l'évolution des tubes épicardiques qui, chez ces formes, jouent encore un rôle très important dans la blastogénèse. J'ai été d'accord avec Salensky pour les voir se former sur chacun des deux sacs branchiaux de la larve par le processus général, mais de plus j'ai élucidé leur rôle ultérieur qui avait complètement échappé au savant naturaliste russe.

En premier lieu, j'ai montré que les deux tubes se fusionnent par leur extrémité inférieure en une cavité unique qui s'isole complètement et devient le *sac péricardique;* puis celui-ci se creuse en gouttière et engendre ainsi le cœur. Cette formation du cœur aux dépens de l'épicarde est le processus décrit plus haut chez la Claveline et les Polyclinidés; il a certainement échappé à Salensky, qui décrit le cœur comme formé par un amas de cellules mésenchymateuses.

De plus, j'ai démontré que c'est encore aux dépens de l'épicarde que le *bourgeon thoracique* (branchie et œsophage du nouveau blastozoïde) se constitue sur chacun des deux individus de la larve, avant de se souder à deux autres ébauches pour former un ascidiozoïde entier; le bourgeonnement sur les deux individus larvaires se fait en somme par les processus observés antérieurement par Caullery et moi chez les blastozoïdes ordinaires. Salensky n'avait pas vu non plus cette évolution ultérieure de l'épicarde, et prétendu que chaque nouveau blastozoïde se forme aux dépens d'une ébauche unique, née sur l'œsophage du parent.

En résumé, le péricarde et l'épicarde ne présentent pas des rapports identiques chez les différents groupes ; les tubes épicardiques, bien qu'ayant une existence générale, n'ont pas partout non plus la même différenciation morphologique ni la même faculté blastogénétique.

Mais toutes ces variations que certains auteurs ont été tentés parfois de considérer comme le résultat d'observations incomplètes, reçoivent une interprétation toute naturelle par l'intervention d'une accélération évolutive plus ou moins intense, ainsi que par la disparition ou le simple déplacement de la faculté blastogénétique. Ces considérations ont été développées à la p. 23.

L'origine du cœur des Tuniciers fournit aussi des indications très importantes sur l'évolution générale de cet organe chez les Chordés ; sa formation par la soudure de deux ébauches paires doit être regardée comme primitive et se retrouve encore chez les Batraciens [Houssay]. Les variations du processus ne sont encore que des effets de la tachygénèse, ainsi que je l'ai exposé antérieurement [p. 24].

D'autre part, les premières phases de l'évolution de la vésicule entérique et de ses cinq diverticules (deux sacs péribranchiaux, deux sacs épicardiques et organe vibratile) chez les bourgeons des Polyclinidés, des Botryllidés, etc., rappellent exactement celles de la vésicule primitive des Crinoïdes avec ses différents diverticules (vésicules péritonéales, vésicule aquifère et axe péritonéal de Perrier), et révèlent ainsi des liens embryogéniques inattendus entre les Echinodermes et les Tuniciers (Voir p. 26).

Enfin, toutes les recherches embryogéniques précédentes ont apporté d'importants éclaircissements sur la signification de la blastogénèse, en montrant par des faits précis qu'elle ne constitue qu'un phénomène secondaire qui s'est surajouté à la reproduction sexuée (Voir p. 26).

VI. — CYTOLOGIE

Développement des enveloppes larvaires et des *éléments de rebut* ovulaires chez les Botryllidés [Cité ant', Thèse **6**, page 270-300].

22. — Les membranes embryonnaires et les *éléments de rebut* de l'œuf des Molgulidées. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 6 janvier 1896.*

23. — Contribution à l'étude du rôle du nucléole. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 25 Juillet 1898.*

Il existe à la périphérie de l'œuf des Tuniciers des éléments particuliers que l'on a désignés longtemps sous le nom de *cellules du testa* parce que bon nombre d'ascidiologues, Kuppfer, Roule, Sabatier, Salensky, etc., leur attribuaient la formation de la tunique de l'ascidie; d'autres admettaient que ces éléments engendraient les membranes folliculaires de l'œuf; Salensky et Brooks, chez les Salpes, sont même allés beaucoup plus loin encore et ont attribué à leurs *calymnocytes*, qui ne sont pas autre chose que des cellules du testa à évolution un peu particulière, la formation temporaire ou même définitive des organes par suite de la substitution de ces calymnocytes aux blastomères. Peu de questions ont été aussi embrouillées que celle de ces *cellules du testa*.

6. — En étudiant la formation des membranes embryonnaires chez les Botryllidés (p. 41), j'ai montré le premier l'évolution complète de ces prétendues cellules du testa à partir de leur apparition au sein du vitellus, jusqu'au moment où elles se détruisent à la périphérie de la larve; *ce ne sont que des éléments de rebut que rejette l'œuf avant la fécondation* et qui se détruisent ensuite à la surface de l'embryon sans avoir servi à quoi que ce soit.

Ces éléments qui sont des cellules complètes et non de simples noyaux comme l'a décrit Fol chez les Ciones, apparaissent au sein du vitellus par un processus que je n'ai pu complètement élucider chez les Botryllidés qui se prêtent mal à ces observations, mais que j'ai pu préciser davantage chez les *Molgules*, comme on le verra plus loin.

Puis ils émigrent peu à peu à la périphérie de l'œuf, sous le follicule interne, où ils arrivent souvent à se juxtaposer sur une assise, mais sans jamais former une membrane véritable; dans la suite, l'ectoderme de l'embryon les repousse progressivement et les force souvent à se

concentrer sous la chorde où il existe davantage d'espace libre ; enfin la tunique apparaissant à son tour entre ces cellules et l'ectoderme, les rejette de plus en plus à la périphérie, et à l'éclosion elles sont toutes accolées à la surface de la tunique où elles se détruisent à la longue.

Une telle évolution montre donc bien que ces cellules dites « du testa » ne sont réellement que des *éléments de rebut* qui disparaissent sans jamais prendre une part quelconque à la formation des enveloppes folliculaires et encore moins à celle des organes embryonnaires.

Davidoff *(Distaplia)* avait également émis cette idée, sans avoir toutefois suivi les migrations de ces éléments jusqu'à leur destruction finale à la surface de l'embryon.

22. — Mais les très nombreuses divergences entre les ascidiologues qui s'étaient occupés des « cellules du testa » et d'autre part les résultats bizarres de Salensky relativement à ses *calymnocytes* qui se substitueraient aux blastomères pour former les organes, me poussèrent naturellement à faire des recherches comparatives sur ces éléments chez des Ascidies appartenant à différents groupes.

J'étudiai les œufs de *Molgula socialis, Ascidia villosa* et *Cynthia glomerata*, et grâce à une double coloration au carmin et au bleu de métylène qui différenciait parfaitement les *cellules de rebut* des éléments voisins, je pus préciser la véritable structure de ces cellules et généraliser les résultats auxquels j'étais arrivé chez les Botryllidés : *partout les prétendues* « cellules du testa » *émigrent peu à peu du sein du vitellus jusqu'à la surface de l'œuf et plus tard de l'embryon, où elles se détruisent à la longue.* C'est un point qui paraît maintenant définitivement acquis et que MM. Ed. Perrier et Y. Delage ont accepté dans leurs Traités classiques.

Chez la *Molgula socialis*, les cellules de rebut se réunissent fréquemment en un seul amas de petits éléments brillants accolé aux sphères de fractionnement; Lacaze-Duthiers (*Anurella Roscovita*) les avait pris pour des petites cellules provenant d'une segmentation inégale destinées à engendrer l'ectoderme.

De plus, j'ai vu chez l'*Ascidia villosa* et la *Molgula socialis* les *cellules de rebut* s'insinuer parfois entre les premières sphères de segmentation au point de ressembler à des blastomères ; mais dans tous les cas, la double coloration au bleu de méthylène et au carmin permettait de le distinguer avec la plus grande précision, et de voir qu'elles finissaient toujours par être refoulées et éliminées à la périphérie par les cellules embryonnaires.

Elles se comportent donc ici comme les *calymnocytes* de Salensky ou les *gonoblastes* de Korotneff, nouvelle preuve de l'assimilation qui doit être faite de ces derniers éléments avec les cellules de rebut. Les

membranes embryonnaires, dont j'ai également étudié le développement dans le présent travail, évoluent comme celles des Botryllidés que j'ai analysées antérieurement (p. 41).

23. — On sait combien est encore obscur le rôle du nucléole et le grand nombre d'hypothèses qui ont été faites à ce sujet. Tandis que certains auteurs (Hacker) lui dénient toute vitalité particulière et le regardent simplement comme la somme des excreta dus aux réactions nucléo-protoplasmiques, d'autres le considèrent comme un réservoir de substance chromatique [Sabotta, Labbé, Mingazzini, etc.] ou même comme le lieu de production de cette substance (Flemming, Malaquin).

En cherchant à élucider l'origine des *cellules de rebut* dont il était question tout à l'heure, j'ai établi que le nucléole de l'ovule [*Molgula socialis* et *M. simplex*] laisse échapper, durant toute la période qui précède la fécondation, de *nombreux globules transparents qui représentent une substance d'excrétion* et qui sont précisément véhiculés au dehors du vitellus ovulaire par les *cellules de rebut* précédemment étudiées.

Dans l'ovule des Molgules qui se prête très bien à cette étude, chaque *cellule de rebut* comprend en effet trois parties : 1° une membrane très délicate ; 2° une couche protoplasmique en forme de calotte à bords amincis, avec un noyau pourvu de quelques microsomes périphériques ; 3° une cavité centrale occupée toute entière par un volumineux globule sphérique très réfringent.

Or, j'ai établi que ce globule est un produit nucléoaire et j'ai pu en suivre toute l'évolution grâce à son affinité pour certains colorants que le nucléole n'absorbe pas de la même façon.

Ces globules s'échappent d'une façon permanente du nucléole, dont ils ont très sensiblement le diamètre ; ils se répandent d'abord au sein de la substance nucléaire, où il n'est pas rare d'en trouver deux ou trois simultanément. Ensuite ils émigrent vers la périphérie du noyau et s'en échappent en repoussant et déchirant la membrane nucléaire dont ils se coiffent. Libres et indépendants dans le noyau, ils se montrent, au contraire, toujours inclus dans une *cellule de rebut* aussitôt qu'ils sont parvenus dans l'intérieur du cytoplasme, et que la membrane nucléaire s'est cicatrisée sur leur passage. Les cellules de rebut émigrent à leur tour à la périphérie du vitellus comme je l'ai exposé plus haut, en emportant les globules dont elles sont chargées ; leur rôle unique est de véhiculer ces derniers à travers le cytoplasme et de les expulser au dehors ; la destruction finale des cellules à la surface de l'embryon marque bien la nature d'*excreta* des globules qu'elles renferment.

D'ailleurs, comme ces cellules de rebut sont incapables de se diviser, que leur protoplasme se vacuolise dès quelles ont absorbé leurs glo-

bules, qu'en un mot elles acquièrent très vite tous les caractères de la dégénérescence, on peut dire qu'elles sont frappées de mort par le seul fait de l'introduction d'un globule de rebut dans leur cavité, ce qui accuse le caractère nocif de ce dernier.

Ainsi donc, quelle que soit l'opinion que l'on se fasse du rôle du nucléole, il est certain que chez les Ascidies il laisse échapper, pendant toute la durée du développement de l'ovule, des globules réfringents qui sont des produits d'excrétion, et qui témoignent d'une activité manifeste du nucléole dans la vie cellulaire.

Chez certaines autres espèces [*Ciona intestinalis, Ascidia villosa, Cynthia glomerata* et *Botryllidés*] au lieu d'un seul globule volumineux dans chaque cellule de rebut, on en trouve toujours un certain nombre, mais de plus petite taille.

Le rôle excréteur du nucléole que j'ai ainsi mis en évidence s'est trouvé confirmé tout récemment, et chez des cellules très diverses, par différents naturalistes, particulièrement par Ogata d'après lequel le nucléole des cellules secrétrices du pancréas s'échapperait du noyau et se fragmenterait pour donner les grains de zymogène ; par Henry (1899) qui a vu les cellules de l'épididyme mettre en liberté leurs nucléoles, lesquels devenaient le produit de secrétion ; enfin surtout par Me Phisalix-Escot et Vigier (1900) d'après lesquels le venin de la salamandre et du triton se constituerait par une intervention active des nucléoles des cellules glandulaires.

Quant à l'origine même des *cellules de rebut* qui, chez les Tuniciers, absorbent les globules nucléolaires pour les transporter à la périphérie de l'ovule, elle est très difficile à préciser.

A priori, on pourrait penser que ce sont peut-être des cellules détachées du follicule comme l'ont prétendu certains auteurs, et qui s'enfonceraient dans le vitellus pour phagocyter les globules échappés du nucléole. Les nombreuses observations que j'ai faites sur ce point particulier ne m'ont encore rien donné d'absolument précis.

VII. — RECHERCHES SUR LA PIGMENTATION

24. — En étudiant sur le vivant et à de forts grossissements les phénomènes histolytiques chez des jeunes colonies de Botrylles, je découvris incidemment la cause de la coloration de ces animaux. On sait qu'un grand nombre de Tuniciers, et particulièrement certaines Ascidies composées, présentent des colorations très vives qui ont été souvent utilisées pour la spécification *(Botrylles)*; d'autres présentent des lignes laiteuses, jaunes ou verdâtres dans certaines parties du corps, principalement le long de l'endostyle *(Claveline)*; les *Cynthiadées* possèdent de petites vésicules laiteuses qui tranchent fortement sur le fond rose de la branchie et des organes génitaux *(vésicules dermiques* de Roule), etc.

J'ai trouvé que ces plages et ces lignes colorées sont dues *à une accumulation de granulations pigmentaires de 1 mm. environ, souvent d'aspect bactérioïde, et qui sont animées, sur le vivant, de mouvements très rapides.*

Ces faits sont particulièrement nets chez les Botryllidés, dont j'ai étudié un très grand nombre d'espèces à ce point de vue.

Par exemple, les *Botryllus smaragdus* qui ont le corps verdâtre avec des lignes radiales jaunes, renferment dans leurs espaces sanguins, outre des globules incolores, trois sortes de globules colorés que j'ai appelés des *chromocytes* :

1° Des chromocytes simples ou associés en morulas, remplis de granulations de 1 mm, et dont la coloration varie du *gris blanc* au *gris ardoisé;* ces granulations se meuvent avec une extrême rapidité dans l'intérieur de leurs globules, qui se déforment et s'étirent avec la plus grande facilité quand le torrent circulatoire les entraine dans les espaces interstigmatiques de la branchie ;

2° D'autres chromocytes sont bourrés de granules jaune paille qui ont la même taille et les mêmes propriétés que les précédents ; *en se mélangeant* ensemble, ces deux catégories de chromocytes donnent aux individus de *B. smaragdus* leur coloration générale verte ;

[1] Ces trois notes sont développées dans un mémoire actuellement prêt pour l'impression; j'y fais l'étude détaillée des chromocytes des principales espèces ou variétés de Botryllidés et des Distaplia; j'établis les phénomènes histolytiques ainsi que les processus de la pigmentation chez la larve et les générations suivantes de blastozoïdes, la transmission du pigment par l'œuf, etc.

3° Enfin d'autres chromocytes sont d'une belle couleur jaune soufre ; certains sont teintés uniformément et dépourvus de granulations ; les autres renferment quelques sphérules d'un jaune plus foncé et pouvant atteindre jusqu'à 3 mm. ; mélangés avec ceux de la catégorie précédente, ils produisent les bandes jaunes de la face dorsale.

On trouve également beaucoup de granules pigmentaires qui sont en liberté dans les cavités sanguines au lieu d'être inclus dans des chromocytes ; ils se meuvent très rapidement comme les autres et forment parfois de longues traînées.

Il découle de ces faits une constatation très importante pour la spécification des Botryllidés, qui est basée très fréquemment sur la coloration ; c'est que les différents chromocytes que je viens d'énumérer étant constamment entraînés sans ordre dans les lacunes sanguines et les vaisseaux coloniaux, ils se mélangent, dans chaque région du corps, en proportions à chaque instant fort variables, et l'ascidiozoïde change par suite très fréquemment de nuances dans le cours de son évolution ; sans compter que la somme de granules pigmentaires s'augmente considérablement au moment des régressions, car ces granules sont fournis, comme je le dirai plus loin, par les tissus en histolyse des ascidiozoïdes morts.

Bien mieux : certains Botryllidés regardés spécifiquement comme très distincts, renferment cependant des chromocytes identiques. C'est ainsi que les *B. violaceus*, qui sont ardoisés, possèdent les trois mêmes espèces de chromocytes que le *B. smaragdus*, des gris, des bleus ardoisés et des jaunes ; seulement les bleus ardoisés l'emportent de beaucoup chez les *B. violaceus* et leur donnent leur coloration générale.

J'ai commencé de réviser spécifiquement beaucoup d'espèces et de variétés de Botryllidés qui ont été établies sur les caractères essentiellement fugaces de la coloration. (Voir la note de la p. 105).

Après avoir découvert la cause de la coloration des Botryllidés et la mobilité de leurs granules pigmentaires, j'étendis d'abord mes recherches sur un très grand nombre d'autres Tuniciers (*Distaplia*, *Clavelines*, *Ascidia*, *Ascidiella*, etc...) qui tous me présentèrent des phénomènes identiques.

Puis je généralisai davantage encore en m'adressant aux taches pigmentaires de nombreux Vertébrés ou Invertébrés. P. Carnot avait observé les mouvements des granules des pigments mélaniques chez plusieurs espèces de Vertébrés ; Girod avait signalé ceux des granules du noir de la poche des Seiches.

J'ai constaté de mon côté que cette mobilité appartient non seulement au pigment visuel des Vertébrés, mais encore à celui des Invertébrés, quel que soit d'ailleurs le degré de complication anatomique de l'œil (*Hydrophile*, *Mouche*, *Pecten*, *Annélides* diverses ; *chromoblastes des Sépioles*, etc.).

Enfin, j'ai également observé sur des fragments frais de peau de nègre la mobilité des granules pigmentaires qui existent dans la profondeur de la couche muqueuse.

25 — L'existence et la mobilité des granules pigmentaires étant ainsi mises en évidence, je devais naturellement rechercher ensuite quelle était leur origine, au moins chez les Tuniciers dont je m'occupais spécialement. Il se trouva que les Tuniciers qui sont très fortement colorés (Botrylles, Distaplia, etc.) et dont les différentes générations se succèdent sans interruption dans le même cormus, constituent d'excellents matériaux pour ce genre de recherches, parce que les éléments histolysés provenant des ascidiozoïdes morts sont ou bien englobés dans la tunique commune (*Distaplia*), ou bien entraînés dans les lacunes sanguines des survivants (*Botrylles*), où il est possible de suivre leurs transformations ultérieures. J'établis ainsi que *les tissus histolysés laissent toujours un résidu sous forme de granules pigmentaires.*

Pendant plusieurs années, j'ai cherché chez les Botryllidés et d'autres Tuniciers quel rôle la phagocytose pouvait jouer dans la destruction des ascidiozoïdes en régression, et je n'ai jamais trouvé d'une façon absolument nette des éléments qui fussent englobés par des amibocytes. *Leur disparition se fait par un procédé tout différent :* une partie de la substance des éléments en histolyse se dissout tout simplement dans le plasma ambiant, tandis que le reste se transforme en granules pigmentaires qui se teintent en même temps par un chimisme spécial.

Toutes les Synascidies, même les plus colorées à l'état adulte (*Distaplia, Botrylloïdes, Botryllus, etc.*) engendrent des larves qui, à l'éclosion, sont à peu près incolores bien qu'elles renferment déjà cependant une petite quantité de granules pigmentaires qu'elles ont reçue de leur progéniteur, comme je l'expliquerai tout à l'heure ; leur coloration s'accuse un peu plus après la fixation, par suite de l'histolyse du ganglion nerveux, de la chorde et autres tissus larvaires ; puis la pigmentation gagne en intensité, avec l'âge, à mesure que les ascidiozoïdes des générations successives entrent en régression.

Tous les éléments cellulaires des individus morts se désagrègent et se répandent, isolément ou par petits paquets, dans les cavités sanguines des ascidiozoïdes vivants et dans les tubes vasculaires coloniaux où ils se mêlent au torrent circulatoire (Botryllidés).

Des granulations pigmentaires apparaissent alors peu à peu dans tous ces éléments en histolyse ; leur nombre augmente progressivement à mesure que les décompositions internes des cellules deviennent plus profondes ; on trouve tous les passages entre la cellule à peu près intacte, ne renfermant que quelques granules pigmentaires, et celle qui en est complètement envahie et ne possède plus qu'une très mince paroi brillante à sa périphérie.

Si l'on suit assez longtemps au microscope quelques-uns de ces globules ou *chromocytes* très fortement pigmentés, on les voit changer très fréquemment de forme sous la poussée de véritables flots de granules qui se précipitent sur la paroi, tantôt d'un côté, tantôt de l'autre, donnant véritablement l'impression d'un amas de bactéries ; on peut finalement assister à une disparition locale de cette paroi et, par la brèche ainsi produite, on voit des traînées de granulations se répandre dans le plasma, *tandis que d'autres pénètrent peu a peu dans des éléments cellulaires voisins, globules en dégénérescence ou globules sanguins.*

Chez d'autres Synascidies (*Distaplia, Diplosoma*), les éléments des ascidiozoïdes en régression sont histolysés dans la tunique et les granules pigmentaires qu'ils engendrent émigrant peu à peu vers la périphérie du cormus par leurs mouvements propres, finissent par être rejetés à l'extérieur par suite de la desquamation qui se produit lentement à la surface de la tunique ; une pareille expulsion s'observe d'ailleurs chez tous les animaux à exfoliations épidermiques.

Enfin, j'ai encore mis en évidence, chez les Botryllidés, *les migrations des granules pigmentaires des ascidiozoïdes adultes chez leurs embryons.* Ceux-ci subissent leur entier développement dans des lacunes sanguines maternelles et ne sont entourés que de deux enveloppes épithéliales simples, très minces. *Or, j'ai vu des traînées de granules pigmentaires s'étendre sans interruption de la cavité sanguine maternelle jusque dans les cellules profondes de l'embryon, à travers les enveloppes larvaires.*

Cette invasion pigmentaire, qui rappelle de tous points les phénomènes de contagion microbienne du fœtus par l'organisme maternel chez les animaux supérieurs, se fait par les mouvements propres des granules, sans intermédiaire d'amibocytes qui leur serviraient de véhicule. Les granules pénètrent un peu partout, principalement dans les éléments qui ont atteint leur différenciation définitive (globules sanguins, chorde, etc.)

26. — Dans cette nouvelle note, j'ai étudié deux points bien déterminés : j'ai précisé *les processus de la formation du pigment dans les éléments en histolyse* et établi *la vitalité momentanée* des granules pigmentaires.

1° Dans les éléments en régression des *Botrylles*, des *Botrylloïdes* et des *Distaplia*, les noyaux perdent très tôt leur réseau chromatique, tout en conservant leur paroi très nette, le cytoplasme se teinte uniformément en rose par le carmin, et c'est aux dépens de cette substance colorée que se différencient les premières granulations pigmentaires ; leur nombre augmente progressivement à mesure que la régression des ascidiozoïdes s'avance ; mais la paroi nucléaire persiste encore long-

temps; elle se montre encore parfaitement nette chez des globules qui sont entièrement bourrés de granules, et disparaît très probablement par dissolution en même temps que la paroi cellulaire. Les granules se trouvent ainsi mis en liberté; ils se meuvent dans le plasma et pénètrent même dans les globules sanguins, les autres éléments en histolyse et jusque dans les tissus des embryons, ainsi que je l'ai déjà exposé précédemment.

Le rôle de la chromatine dans ce phénomène est le même que celui qu'a décrit Bataillon dans la formation du pigment des Batraciens, toutefois avec des processus un peu différents.

2° Les mouvements des granules des Botryllidés ne sont certainement pas à tout instant de simples mouvements browniens, comme ceux que P. Carnot a observés chez les pigments mélaniques des Vertébrés. Ces granules possèdent, tout au moins au début de leur formation, et conservent pendant quelque temps *une vitalité propre, avec faculté de multiplication*. Du pigment pris dans des ascidiozoïdes de différents Botrylles, avec toutes les précautions d'aseptie obligatoires, s'est multiplié temporairement sur sérum et sur gélatine ; mais les nouveaux granules sont incolores ou légèrement jaunâtres.

J'ai fait par comparaison de nombreuses cultures de pigments mélaniques très divers et je n'ai jamais obtenu de résultats.

Quand les granules se différencient dans le cytoplasme des éléments en histolyse chez les Botryllidés, ils ont donc pendant quelque temps la propriété de s'accroître et de se multiplier ; mais cette double faculté disparaît dès qu'ils ont atteint leur différenciation complète et qu'un chimiste particulier les a imprégnés de matière colorante.

Le critérium de la vitalité des granules ne peut pas être fourni par leur mobilité ; il faut observer leur multiplication dans des milieux appropriés. Ainsi le sublimé et le formol en solutions fixatrices, une température de 140° et même 170° ne suppriment pas les mouvements de la plupart des granules des Botrylles et des Distaplia, *mais leur enlèvent la faculté de se multiplier*.

Enfin chaque granule pigmentaire se compose d'un corpuscule incolore de matière organique, insoluble dans l'acide acétique, l'alcool et le xylène, et imprégné de matières colorantes variables qui ne sont élaborées que dans les conditions de la vie normale, car aussitôt après la mort les Botryllidés prennent tous une teinte rouge vineuse, quelle qu'ait été leur coloration primitive.

Par leur composition, leur vitalité momentanée et leur pouvoir absorbant pour la lumière, les granules pigmentaires rappellent certainement les leucites des végétaux et jouent vraisemblablement, comme ces derniers, un rôle biologique important que des recherches ultérieures viendront préciser quelque jour. (Voir p. 45).

27. — Dans une communication précédente (24), j'ai montré que dans tous les organes visuels des Vertébrés et des Invertébrés, quel que soit leur degré de complication anatomique, les granules pigmentaires qui accompagnent les cellules visuelles sont toujours animés de mouvements rapides comparables à ceux des microcoques. D'autre part, j'estime avec Charpentier que les granules pigmentaires doivent être considérés jusqu'à preuve décisive du contraire, comme une partie constante de l'appareil visuel [1]. Cela m'a conduit à émettre l'hypothèse suivante, qui pourra peut-être apporter quelques autres éclaircissements sur le mécanisme si complexe de la vision :

Les granules pigmentaires servent d'intermédiaires pour l'excitation des cellules visuelles; ils empruntent leur énergie à la lumière sous forme d'un mouvement vibratoire qu'ils transmettent à leur tour aux cellules visuelles, avec lesquelles ils se trouvent en contact; l'ébranlement moléculaire reçu par ces dernières n'a plus qu'à se propager le long du nerf optique jusqu'aux centres visuels encéphaliques.

Telle serait l'origine des vibrations rétiniennes dont Charpentier a constaté l'existence et mesuré la vitesse. (Voir p. 21).

Si l'on admet qu'il existe différentes catégories de granules pigmentaires capables d'absorber respectivement des rayons d'une longueur d'onde déterminée, l'ébranlement moléculaire transmis par chacune de ces catégories se traduira par la perception de la couleur correspondant aux rayons absorbés.

Au contraire, l'absence de granules doués d'un pouvoir absorbant pour des rayons d'une longueur d'onde d'étendue déterminée, constituerait le daltonisme pour ces rayons.

Dans tous les cas, l'ébranlement mécanique normal apporté par l'intermédiaire des granules pigmentaires, serait de même ordre que celui que produisent la section ou la piqûre du nerf optique, son électrisation ou la compression du globe oculaire (phosphènes).

Les mouvements propres des granules que je fais intervenir dans la vision, ne doivent pas être confondus avec les poussées des cellules pigmentaires rétiniennes que Brücke, Boll, Angelucci, etc. ont vu se produire entre les cônes et les bâtonnets, et auxquelles H. M. Bernard a attribué tout récemment un rôle mécanique dans la vision, par la pression que ces prolongements cellulaires pouvaient exercer sur les cellules visuelles.

---

(1) Hesse, Beer et Apathy ont bien décrit chez les Lombrics et les Hirudinées des éléments dépourvus de pigment qu'ils regardent comme des organes visuels (*Photirzellen*) ; mais il n'apparaît pas qu'ils aient apporté la preuve que ces éléments remplissent bien les fonctions qu'ils leur attribuent.

VIII. — ANATOMIE ET SYSTÉMATIQUE

PREMIÈRE SÉRIE

Etudes anatomiques diverses et recherches fauniques.

28. — Sur la présence des *Distaplia* sur les côtes de France. — *Bull. des Sciences nat. de l'Ouest, t. III, 1893.*
29. — Particularités anatomiques de l'*Amaroucium Nordmani*, ascidie composée. — *Bull. des Sciences nat. de l'Ouest, 2 février 1894.*
30. — Observations sur une ascidie composée de la Terre de Feu, *Colella pedunculata*, appartenant aux Collections du Muséum *(Ibid. 1er Juin 1894).*

La nécessité de me procurer les différents Tuniciers sur lesquels je faisais porter mes recherches biologiques ou embryogéniques, m'obligea à faire de nombreuses explorations en divers points des côtes de la Manche et de l'Océan, et par suite à mener pour ainsi dire de front l'embryogénie et la systématique ; depuis 1889, je passai à peu près régulièrement mes vacances aux bords de la mer pour recueillir les divers Tuniciers que je pouvais y rencontrer et ajouter, si possible, aux recherches déjà si importantes de Lacaze-Duthiers et Delage (les *Molgulidées* et les *Cynthiadées* des côtes de France) ainsi qu'à celles de Lahille (les *Synascidies* des côtes de France).

Je fus ainsi amené à constater en certains points de nos côtes la présence d'espèces nouvelles ou d'espèces rares, ainsi qu'à modifier ou à étendre certaines diagnoses. Mon maître, M. Perrier, devait par la suite me confier l'étude de l'importante collection des Tuniciers du Muséum, qui était toute entière à déterminer.

La collection personnelle des Tuniciers des côtes de France que je me suis constituée sera incorporée, groupe par groupe, à celle des Tuniciers du Muséum à mesure que j'achèverai la révision de cette dernière. C'est chose déjà faite pour la famille des *Molgulidées* dont j'ai terminé l'étude et que j'analyse un peu plus loin (p. 112).

Je fais en ce moment la révision de la famille des *Cynthiadées*, et j'indique plus loin la répartition des formes que j'ai trouvées moi-même sur nos côtes, ainsi que les caractères d'un nouveau genre constitué par l'une de ces formes (p. 123).

Puis je terminerai par les *Synascidies*, sur certaines desquelles j'ai déjà fait connaître quelques particularités anatomiques qui sont exposées dans les notes ci-dessus (**28**, **29** et **30**).

DEUXIÈME SÉRIE

Etudes anatomiques et systématiques des Molgulidées.

31. — Description d'un nouveau genre de Molgulidée, g. *Gamaster*, appartenant aux Collections du Muséum. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 8 juin 1896*.

32. — Révision des Molgulidées du Muséum — *Bull. des Naturalistes du Muséum, 1898*.

33. — Nouvelle classification de la famille des Molgulidées. — *C. R. de l'Académie des Sciences, 1898* (1).

34. — Etude anatomique et systématique des Molgulidées appartenant aux Collections du Muséum. — *Annales des Sc. nat., novembre 1898*. Mémoire de 85 p in-8 avec 5 planches

35. — Description d'un nouveau genre de Molgulidée, g. *Méristocarpus*, appartenant aux Collections du Muséum. — *Bull. des Nat. du Muséum, 31 janv. 1899*.

34. — J'ai commencé la révision de l'importante collection des Tuniciers du Muséum par la famille des *Molgulidées*, à cause des recherches embryogéniques que je poursuivais alors chez les *Molgula socialis* (p. 103) et des éclaircissements que ces deux ordres de recherches pouvaient se prêter mutuellement.

J'ai compris dans cette révision non seulement les espèces qui existaient alors dans les collections, mais aussi celles que j'avais recueillies moi-même en différents points de nos côtes, à Saint-Vaast, Granville, la baie de Cancale, les îles Chausey et les côtes de la Vendée, où les schistes anguleux sont parfois couverts de véritables tapis de *Molgula socialis*, que matelasse une abondante couche de sable fin.

Les Molgulidées de nos côtes ne se trouvaient représentées dans les collections du Muséum que par quelques spécimens d'une anourelle, *Molgula roscovita*, qu'y avait déposée Lacaze-Duthiers à l'époque où il commença ses premières recherches sur ces Tuniciers.

Aux Chausey, en 1899, j'ai trouvé sur les plages sablonneuses qui découvrent aux plus grandes marées, au bas de l'île aux Oiseaux, de véritables champs de Molgules anourelles *en place (M. Roscovita et M. Oculata) fixées* la plupart sur des sables coquilliers, *d'autres sur des*

(1) Les trois communications 31, 32 et 33 ont été développées dans le mémoire suivant 34.

coquilles de patelle ou de cardium. Les ruisselets qui parcouraient la plage désagrégeaient insensiblement leurs rives, creusaient peu à peu sous les Molgules qui n'adhéraient que faiblement aux sables coquilliers, et finissaient par les entrainer plus ou moins loin ; les spécimens qui étaient fixés sur des coquilles ou sur des sables plus grossiers et plus compacts, résistaient au courant et restaient en place. Ceci dit pour compléter les observations de Lacaze-Duthiers sur ces Molgules anourelles qu'il n'avait jamais vues dans leur habitat normal et qu'il croyait toujours libres.

Les Molgulidées du Muséum, y compris eelles que j'ai recueillies moi-même sur nos côtes, sont représentées par uno centaine de spécimens appartenant à quatorze espèces différentes, dont neuf sont nouvelles ; elles se répartissent entre six genres, sur lesquels j'en ai établi quatre nouveaux. Dans une publication ultérieure (35) j'ai fait connaître un quatrième genre, dont je parlerai plus loin (p. 120).

La révision du groupe des Molgulidées n'a pas consisté pour moi en une simplo étude de systématique ; les caractères externes fournis par la tunique, les siphons ou les tentacules sont loin d'être suffisants pour établir toutes les coupures, et il est de toute nécessité d'avoir recours, pour la spécification, à la disposition des organes internes, particulièrement des glandes génitales, de l'intestin et de la branchie ; c'est-à-dire qu'une telle révision a exigé l'étude complète de l'anatomie interne ; il en sera de même pour les autres groupes, les Bolténinées et les Cynthianées, dont j'ai commencé la détermination.

Aussi une telle révision m'a-t-elle permis non seulement d'enrichir la faune des Molgulides de formes nouvelles, mais surtout de faire connaître un certain nombre de particularités anatomiques inconnues chez les espèces déjà décrites, en même temps que de préciser la valeur relative des caractères qui doivent servir à pratiquer des divisions naturelles dans cette famille homogène des Molgulidées ; il n'avait été fait avant moi aucune tentative pour le classement méthodique de ces Tuniciers.

C'est ainsi qu'en premier lieu la comparaison des espèces du Muséum avec celles qui étaient déjà connues, m'a permis de confirmer que la structure de la branchie ne peut constituer un caractère générique, ainsi que Lacaze-Duthiers l'avait déjà dit à propos des Molgulides des côtes de la Manche La forme et la disposition des trémas varient essentiellement en effet dans chaque espèce, et parfois même il existe des variations très accentuées dans les différents spécimens d'une même espèce.

Je fus ainsi amené, comme je le dirai plus loin (p. 115), à proposer la suppression de deux genres, *Bostrichobranchus* Traustedt et *Paramolgula* Traustedt, qui ne reposaient que sur une conformation non caractéristique de la branchie, alors que l'ensemble de leurs autres organes les rattachait à des genres voisins bien déterminés.

Au moment où je fis la révision des Molgulides du Muséum, il n'existait qu'un seul genre qui pût être avec raison caractérisé par sa branchie, le g. *Eugyra* Hancock = *Molgula tubulosa* Forbes et Hanl. Les infundibulums, de grande taille, sont répartis en files régulières avec leurs centres sous les petites côtes méridiennes, et chacun d'eux n'est constitué que par deux longs trémas spiralés, enroulés en sens inverse l'un de l'autre. C'est là une disposition si caractéristique et si éloignée des petits infundibulums épars et à trémas généralement courts des autres Molgulidées, qu'il n'y avait pas à hésiter à lui attribuer une valeur générique; d'autant plus que les Eugyres n'ont *qu'une seule glande génitale située sur la face gauche du corps*, et qu'elles s'éloignaient encore par là de toutes les autres Molgulidées connues à l'époque où Hancock créait son genre et qui toutes possédaient des glandes génitales paires.

Mais aujourd'hui la disposition si remarquable des trémas branchiaux n'est plus suffisante pour caractériser, à elle seule, le genre *Eugyra*. Parmi les formes nouvelles du Muséum, j'en ai trouvé une provenant des côtes du Sénégal qui avait exactement la même branchie que les Eugyres et une seule glande génitale comme ces dernières, *seulement cette glande occupe le côté droit du corps*, avec une douzaine de follicules spermatiques disposés en étoile. De telles différences anatomiques s'opposaient évidemment à ce que cette espèce nouvelle fût versée dans le g. *Eugyra*, et j'en ai fait le type d'un genre nouveau, le g. *Gamaster*, terme qui rappelle la disposition étoilée de la glande génitale.

Cette forme nouvelle est donc venue enlever définitivement toute importance générique à la branchie.

La forme et le nombre des filets tentaculaires varient également d'une espèce à l'autre ; il n'est pas possible non plus de considérer comme un caractère générique la position de la glande hermaphrodite par rapport à l'anse intestinale, car on trouve encore à ce sujet un grand nombre de variations chez les différentes espèces de Molgules.

Par contre, chez certaines formes nouvelles du Muséum, les lobes siphonaux ne possédaient pas la même régularité que chez les espèces décrites antérieurement. Chez le g. *Molgula*, les six lobes du siphon branchial et les quatre lobes du siphon cloacal sont toujours égaux et entiers; chez le g. *Ctenicella* Lac.-Duth., les lobes sont garnis de fines dents. Or, certaines Molgulides du Muséum draguées aux îles Malouines par la *Romanche* et ne mesurant pas moins de 20 cm. de longueur, possèdent un siphon cloacal à lobes égaux, comme chez les vraies Molgules, tandis que le siphon branchial, beaucoup plus allongé, se recourbe vers le bas en une anse dont l'orifice est bordé de six lobes très inégaux ; les deux supérieurs dépassent de beaucoup les quatre autres et forment une sorte de lèvre bifide au-dessus de l'orifice siphonal ; de plus, tous les lobes branchiaux et cloacaux sont dentés comme ceux des Cteni-

celles. J'en ai fait le g. *Stomatropa*, terme qui rappelle l'incurvation du siphon d'entrée.

Une autre Molgulide rapportée de la Nouvelle-Hollande par Quoy et Gaimard qui l'ont appelée *Ascidia sabulosa*, *(Voyage de l'Astrolabe, 1829)*, est au contraire *complètement dépourvue de siphons* ; les deux orifices se trouvent directement au contact du corps et sont bordés chacun d'une double rangée de lobes inégaux, étalés en forme de pétales. On ne saurait refuser non plus à cette particularité une valeur générique, et j'ai fait de l'espèce de Quoy et Gaimard le type d'un nouveau genre auquel j'ai donné le nom d'*Astropera*, terme qui rappelle la couronne des lobes qui entourent les orifices sessiles.

Enfin j'ai élevé le sous-genre *Eugyriopsis* Roule à la dignité de genre pour des raisons que j'expose plus loin (p. 116). Tels sont les quatre genres nouveaux : *Gamaster*, *Stomatropa*, *Astropera* et *Eugyriopsis*, que j'ai été amené à créer dans l'étude des Molgulidées du Muséum. Un peu plus tard, j'ai trouvé dans les mêmes collections du Muséum une autre forme pour laquelle j'ai fait le genre *Meristocarpus*, et dont je fixerai les caractères dans la suite (p. 120).

Examen critique de quelques anciens genres de Molgulidées. — J'ai été conduit, par contre, à proposer la suppression de cinq genres déjà existants. Au moment où je me livrais à la révision des Molgulidées du Muséum, il avait été décrit onze genres différents dans cette famille. Leur comparaison avec les formes nouvelles des collections du Muséum me montra que cinq de ces genres, *Paramolgula* et *Bostrichobranchus* Traust., *Gymnocystis* et *Lithonephrya* Giard, *Anurella* Lac.-Duth., ne reposent que sur des caractères tout à fait superficiels.

1° Le g. *Paramolgula* Traust. avait été ainsi caractérisé par son auteur : *deux glandes génitales comme chez les Molgules et une branchie voisine de celle des Eugyres*. Mais l'examen de la branchie telle que l'a représentée Traustedt montre que les infundibulums et les lames vasculaires qui les irriguent sont loin d'avoir la même taille, la même régularité ni la même structure que chez les Eugyres. Les infundibulums sont petits, inégaux et en assez grand nombre dans l'intervalle qui sépare les deux lames méridiennes ; leurs trémas sont courts et ne font souvent qu'un quart ou un cinquième de tour. Ils sont donc très différents de ceux des Eugyres, qui forment une file régulière au-dessous de chaque méridien et ne sont formés chacun que de deux trémas très longs, enroulés en sens inverse selon une double spirale.

Avec ses infundibulums de petite taille et répartis sans ordre, ses trémas courts, ses vaisseaux sanguins en forme de lames entrecroisées dans tous les sens, la branchie de *Paramolgula* est incontestablement une branchie de Molgule, et on ne voit pas qu'elle puisse être invoquée

comme suffisamment caractéristique d'un genre spécial ; si on le faisait, toutes les espèces du genre Molgule devraient être élevées à la dignité de genres.

Le g. *Paramolgula* doit donc disparaître. Il ne peut être identifié avec le g. *Eugyra* Hanc., non seulement à cause de sa branchie, mais encore parce qu'il possède deux glandes génitales, alors que les Eugyres n'en ont qu'une seule. Mais la *P. Schulzi*, dont Traustedt s'est servi pour la création du genre, a *les lobes de ses orifices dentelés*, ce qui est précisément le caractère que Lacaze-Duthiers a utilisé pour créer son genre *Ctenicella*, et je reconnais, avec cet auteur ainsi qu'avec Drasche, combien les laciniures des lobes siphonaux sont commodes pour pratiquer des coupures dans cette famille relativement homogène des Molgulidées.

La *Paramolgula Schulzi* Traust., avec ses lobes dentelés, sa branchie percée de petits infundibulums irréguliers comme ceux des Molgules et sa double glande génitale, rentre donc exactement dans le g. *Ctenicella* Lac.-Duth., et j'ai proposé de l'incorporer sous le nom de *Ct. Schulzi*.

2° Le g. *Bostrichobranchus* a été créé par Trausted avec l'*Ascidia Manhattensis* Dekay = *Molgula Manhattensis* Verril, en se basant encore uniquement sur la conformation particulière de la branchie. La vérité, c'est qu'avec tous ses petits infundibulums irréguliers et distribués sans ordre, cette branchie est encore bien plutôt celle d'un Molgule, et il n'est pas plus possible de lui attribuer une valeur générique qu'à celle des différentes formes du g. *Ascopera* Herdm. par exemple, dont certaines espèces (*Ascopera gigantea* Herdm.) possèdent des trémas absolument rectilignes comme ceux d'une famille voisine, les Cynthiadées, tandis que d'autres (*A. pedunculata* Herdm.) en ont de courbes comme la plupart des autres Molgulides.

Il faut par conséquent chercher encore auquel des genres voisins le g. *Bostrichobranchus* se rapproche le plus par l'ensemble de ses caractères anatomiques.

Comme il ne porte *qu'une seule glande génitale* située du côté gauche, il ne peut-être assimilé au g. Molgule, qui en possède deux.

On ne peut pas non plus le verser dans le g. *Eugyra*, chez lequel il est vrai qu'on ne trouve également qu'une seule glande génitale placée du côté gauche, mais qui a pour second caractère fondamental la configuration si particulière de sa branchie, dont chaque infundibulum n'est formé que de deux longs trémas spiralés et enroulés en sens inverse.

Roule avait créé assez récemment (1886) le sous-genre *Eugyriopsis* pour une forme de la Méditerranée qui possède, comme les Botrichobranchus de Traustedt, une seule glande génitale à gauche et une branchie à petits trémas courbes de Molgule. L'espèce de Roule et celle de Traustedt doivent être versées dans un même genre, qui sera essentiellement caractérisé par sa glande génitale gauche et sa branchie à

infundibulums petits et irréguliers, très différents de ceux des Eugyres.

Je n'ai pu désigner ce nouveau genre sous le nom de *Bostrichobranchus* parce que ce terme rappelle une disposition particulière de stigmates *(bostruchos,* frisure) qui ne constitue pas le caractère générique. J'ai adopté celui d'*Eugyriopsis* qu'avait employé Roule pour son sous-genre, parce que cette dénomination a l'avantage de rappeler la parenté du nouveau genre avec les Eugyres sous le rapport de la glande génitale qui, dans les deux cas, *est unique et située du côté gauche.*

Le genre *Eugyriopsis* n. s. est donc caractérisé *par sa glande génitale gauche* qui rappelle celle des Eugyres, et *par sa branchie pourvue de trémas courbes* plus ou moins irréguliers et plus ou moins allongés, mais ne formant jamais les grands infundibulums réguliers caractéristiques des Eugyres.

3° Le g. *Pera* Stimpson a été contesté à la fois par Herdman et par Traustedt. Mais Wagner l'a repris récemment (1885) pour une forme des mers du Nord qu'il a décrite sous le nom de *Pera cristallina* Moller, avec une branchie à cinq méridiens sous chacun desquels se trouvent de cinq à huit grands infundibulums comme ceux des Eugyres ou des Gamaster.

Traustedt n'a pas admis ce genre et a décrit sous le nom de *Molgula cristallina* une espèce qu'il a identifiée avec *Pera cristallina* Moller. De là cette conclusion formulée dans mon mémoire sur les Molgulidées qu'il était impossible de se livrer à une comparaison sérieuse et de juger de la valeur du g. *Pera* par la seule lecture des diagnoses de Traustedt et de Wagner, qui paraissaient avoir examiné des espèces différentes.

Mais j'ai trouvé tout récemment (Juin 1902) dans un lot de Tuniciers divers rapportés des mers du Nord par M. Filhol, une Molgulide qui répond entièrement à la diagnose qu'a donnée Wagner de *Pera cristallina*; d'un premier examen auquel je me suis livré, il me paraît bien que cette forme doit constituer un genre particulier; je me propose d'en faire incessamment une étude détaillée.

4° Les deux genres *Gymnocystis* Giard et *Lithonephrya* Giard n'ont pas été conservés à la suite des remarques de Lacaze-Duthiers et de Herdman, parce qu'ils n'ont été établis que sur des caractères de faible importance, à une époque où le petit nombre des formes connues dans la famille des Molgulidées ne permettait peut-être pas de juger d'une manière suffisamment précise de la valeur relative des différents caractères. Je n'ai pu que confirmer, à ce sujet, les résultats de Lacaze-Duthiers et d'Herdman.

5° Enfin le g. *Anurella* Lac.-Duth. ne peut pas être conservé non plus d'après moi. Le créateur du genre a fait observer lui-même que ces formes *ne différaient génériquement des Molgules que par leurs*

larves anoures ; par tous leurs autres caractères ce sont des Molgules. Quelques espèces d'Anourelles *(A. Oculata* et *A. Roscovita)* sont sans doute de détermination facile, mais il est d'autres Molgulides qu'il est impossible de classer en l'absence de la larve ; c'est le cas de plusieurs spécimens que j'ai recueillis moi-même dans la Manche et qui, la larve mise à part, répondent aussi bien aux diagnoses du g. Molgula que du g. Anurella.

D'ailleurs la suppression de la queue chez certaines Molgulides n'est qu'un phénomène de tachygénèse, et les recherches embryogéniques que je poursuis dans ce groupe donnent à penser qu'entre la larve anoure et la larve urodèle typiques, il en existe vraisemblablement d'autres qui ne possèdent qu'une ébauche plus ou moins importante de la queue. Il n'est pas possible de croire a priori à la limitation exclusive de la tachygénèse à certaines formes du genre Molgule, et il n'est pas invraisemblable qu'on puisse trouver un jour des larves anoures chez des genres voisins, par exemple chez les Eugyres et les Gamaster.

Ce n'est donc pas sur de telles variations des processus embryogéniques qu'il est possible d'établir des coupes génériques, et j'ai proposé tout simplement de verser les cinq espèces d'anourelles de Lacaze-Duthiers dans le g. Molgule, en faisant suivre l'appellation de chaque espèce de Molgule du qualificatif d'*anoure* ou d'*urodèle*, de même que l'on dirait des Eugyres anoures ou urodèles, des Cténicelles anoures ou urodèles le jour où on découvrirait quelques formes de ces genres qui posséderaient des larves sans queue.

En résumé, si on retranche les cinq genres *Paramolgula*, *Bostrichobranchus*, *Gymnocystis*, *Lithonephrya* et *Anurella* pour les causes que je viens d'exposer ; si d'autre part on laisse momentanément de côté le g. *Pera* dont je me propose de faire une étude plus approfondie, et si enfin on élève à la dignité de genre le sous-genre *Eugyriopsis* Roule, on voit que sur les onze genres de Molgulidées qui existaient au moment où je procédais à la révision de celles du Muséum, il n'en restait plus que cinq qui soient parfaitement caractérisées. Avec les trois nouveaux que j'ai été amené à établir de mon côté, cela porte à huit le nombre des genres qui sont maintenant très nettement établis. J'ai déjà dit que j'en avais trouvé un neuvième par la suite (36), le g. *Meristocarpus*.

L'étude comparative de toutes ces formes anciennes ou nouvelles m'a montré que les grandes coupures de la famille doivent être basées sur le nombre et l'emplacement des glandes génitales, qui ont en outre l'avantage d'être faciles à observer sans qu'il soit toujours nécessaire d'enlever la tunique.

J'ai obtenu ainsi quatre grandes tribus que M. Perrier a acceptées dans son *Traité de Zoologie*, et que j'ai subdivisées à leur tour comme l'indique le tableau suivant. Afin de donner tout de suite l'ensemble

complet des subdivisions de la famille, j'y joins le g. *Meristocarpus* que j'ai fait connaître dans une publication ultérieure (35) et dont je discuterai la valeur plus loin (p. 120).

Tribu I

Molgulidées à une seule glande génitale située sur le côté droit.

Une rangée de grands infundibulums sous chaque méridien. Infundibulums formés chacun d'un ou de deux trémas spiralés.......................... g. *Gamaster* Pizon

Tribu II

Molgulidées à une seule glande génitale située sur le côté gauche.

Une rangée de grands infundibulums sous chaque méridien. Chaque infundibulum formé seulement de deux longs trémas spiralés................ g. *Eugyra* Hancock

Infundibulums ± réguliers, de taille et de nombre variables, formés chacun de nombreux petits trémas courbés.............................. g. *Eugyriopsis* n. s.

Tribu III

Molgulidées à glandes génitales paires; l'ovaire est toujours accolé à la partie mâle dans chaque glande. Trémas branchiaux généralement courts, courbes, quelquefois rectilignes; infundibulums petits et nombreux.

L'intestin est étendu transversalement sur la face gauche et forme une anse ± accentuée.

- Siphons nuls; chaque orifice bordé d'une double couronne de lobes inégaux............................g. *Astropera* Pizon
- Siphons et lobes ± saillants, égaux et toujours entiers................. g. *Molgula* Forbes
- Siphons terminés par des lobes dentés.................. ...... g. *Ctenicella* Lac.-Duth.
- Siphon cloacal à quatre lobes égaux. Siphon branchial courbé en anse avec six lobes inégaux, les deux supérieurs en forme de grande lèvre bifide........................... g. *Stomatropa* Pizon

Les deux branches de l'intestin sont verticales et parallèles à la glande génitale gauche.. g. *Ascopera* Herdm.

Tribu IV

Molgulidées à glandes génitales paires. Ovaire complètement séparé des follicules spermatiques.

Trémas branchiaux courts et courbes; infundibulums petits et nombreux comme dans la tribu III.. g. *Meristocarpus* Pizon

Ce tableau montre suffisamment les caractères des nouveaux genres que j'ai créés, leurs rapports avec les genres décrits antérieurement et les liens anatomiques qui les relient tous dans un classement rationnel ; aussi me dispenserai-je d'entrer ici dans tous les détails d'organisation interne que j'ai dû examiner ou préciser dans mon mémoire (**34**) pour

établir ce classement et pour fixer les caractères des nouvelles espèces que j'ai fait connaître.

Je me contenterai de présenter ci-dessous la liste de ces espèces, classées méthodiquement. Cette liste aura en outre l'avantage de montrer que sur les neuf genres bien caractérisés que comprend à l'heure actuelle la famille des Molgulidées, il n'y en a que trois qui ne sont pas représentés dans les collections du Muséum. (*Eugyra*, *Eugyriopsis et Ascopera*).

Tribu I

Genre Gamaster Pizon. — *Gam. Dakarensis* Pizon.

Tribu II

1° Genre Eugyra Hancock. — Non représenté dans les collections.
2° Genre Eugyriopsis n. s. — id.

Tribu III

1° Genre Astropera Pizon..........	*A. Sabulosa* Pizon.
2° Genre Molgula Forbes..........	*M. Filholi* Pizon. *M. Glomerata* Pizon. *M. Gregaria* Herdm. *M. Socialis* Alder. *M. Roscovita*, anourelle, Lac.-Duth. *M. Oculata*, anourelle, Lac.-Duth. *M. Simplex*, anourelle, Lac.-Duth.
3° Genre Ctenicella Lac.-Duth......	*Ct. Tumulus* Pizon. *Ct. Lebruni* Pizon. *Ct. Rugosa* Pizon.
4° Genre Stomatropa Pizon.........	*St. Villosa* Pizon.
5° Genre Ascopera Herdm..........	Non représenté dans les collections.
6° Genre Meristocarpus Pizon......	*Mérist. fuscus*. Pizon.

35. — Dans le cours de mes recherches encore inédites sur la révision des *Bolténinées* appartenant aux collections du Muséum, j'ai trouvé, mélangée avec des Bolténies, une nouvelle forme de Molgulidée possédant des caractères génériques très différents de ceux que m'avaient présentés les autres Molgulides de la collection, et dont j'ai fait le g. *Meristocarpus*. Dans toutes les espèces connues jusqu'ici, chaque glande génitale se moutrait formée *d'une partie mâle et d'une partie femelle accolées en une masse unique* ; celle de droite était toujours située au-dessus du rein et celle de gauche, quand elle existait, était toujours située au-dessus de l'anse intestinale.

Chez les *Meristocarpus*, au contraire, chaque glande génitale a *sa partie mâle et sa partie femelle absolument séparées l'une de l'autre*; à droite, l'ovaire est logé dans la concavité du rein et la glande mâle est au-dessous; à gauche, l'ovaire occupe la concavité de l'anse intestinale supérieure, et la partie mâle remplit tout l'intervalle entre les deux courbures de l'intestin qui s'étendent transversalement.

Cette forme intéressante, rapportée de l'île Stewart, près de la Nouvelle-Zélande, par M. Filhol, montre que toutes les variations sont possibles dans la disposition des glandes génitales des Molgulidées, et a porté à quatre le nombre des tribus naturelles qu'il convient d'établir dans ce groupe des Tuniciers. J'ai montré plus haut, dans le tableau de la p. 119, les rapports de ce nouveau genre avec ceux qui avaient été antérieurement décrits.

Conclusions. — De l'étude anatomique des Molgulides du Muséum et de leur comparaison avec les espèces déjà connues, j'ai dégagé des conclusions générales sur la phylogénie de ces Tuniciers; elles sont exposées au début de la présente notice, à la p. 28, à laquelle je renvoie.

Cela m'a conduit en outre à modifier ou à étendre les diagnoses de la famille telles que Herdman les avait formulées en dernier lieu, à la suite de son étude des Tuniciers du « Challenger » (1882). Voici les additions que j'ai faites :

Les siphons peuvent être nuls.

Les lobes des siphons sont égaux ou inégaux, entiers ou dentelés; ils peuvent être disposés sur deux rangées, autour de chaque orifice.

Le sac branchial est plissé longitudinalement, par 6 à 8 bandes méridiennes.

Les glandes génitales sont paires ou impaires; dans ce dernier cas, elles occupent soit la face droite, soit la face gauche du corps.

La partie mâle et la partie femelle de chaque glande peuvent être séparées ou accolées l'une à l'autre.

TROISIÈME SÉRIE

Etudes anatomiques et systématiques sur les Cynthiadées

36. — Description d'un nouveau genre de Cynthiadée, g. *Polycarpoïdes*, découvert par moi sur les côtes de France. — *Bull. des nat. du Muséum, 29 déc. 1898.*

Après avoir achevé la révision des Molgulidées, je commençai celle de la famille des Cynthiadées qui sont représentées dans la collection du

Muséum par de très nombreux spécimens remplissant plus de 300 bocaux et provenant de presque toutes les mers. Celles des côtes de France sont encore le moins bien représentées ; à mesure que je procéderai à l'étude des différents genres, je compléterai la collection avec mes spécimens personnels que j'ai recueillis à la grève ou dragués en différents points de nos côtes.

La révision de cette famille est d'ailleurs très peu avancée pour le moment et je n'ai encore publié que la description du nouveau genre *Polycarpoïdes*.

Elle se divise, comme on le sait, en trois tribus : les *Bolténinées*, les *Cynthinées* et les *Styélinées*.

I. — La première tribu n'a pas de représentants sur les côtes d'Europe. J'ai commencé la détermination d'une trentaine de spécimens appartenant aux collections du Muséum et provenant de diverses explorations, entre autres du *Talisman*. Jusqu'à présent ils ne m'ont offert aucune espèce nouvelle.

II. — La seconde tribu, les *Cynthinées*, ne renferme jusqu'à présent que trois genres : *Cynthia*, *Microcosmus* et *Forbesella*. Le premier de ces genres, bien qu'ayant une distribution géographique très étendue que nous a fait connaître surtout le Challenger, compte relativement peu de représentants sur nos côtes ; Roule en a décrit quatre espèces sur les côtes de Provence ; Lacaze-Duthiers et Delage ont fait connaître deux autres espèces de Roscoff, *C. morus* Forbes et *C. Sigillata* Lac.-Duth. et Del. J'ai trouvé *C. morus* à St-Vaast et aux îles Chausey, au niveau de la basse mer des grandes marées.

Le second genre, *Microcosmus*, dont Roule a fait connaître trois espèces sur les côtes de Provence, n'est représenté sur les côtes de la Manche que par *M. spinosus* Lac.-Duth. et Del. que ces auteurs ont trouvé à Roscoff, et que j'ai recueilli à mon tour à Chausey, ainsi que dans des dragages de la baie de Cancale (20 m.).

Enfin le g. *Forbesella*, créé assez récemment par Herdman, renferme une espèce, *F. tessellata*, dont j'ai dragué deux spécimens dans la baie de Cancale (20 m) ; Lacaze-Duthiers et Delage l'ont également signalée à Roscoff.

III. — La tribu des *Styélinées* comprend à l'heure actuelle *huit genres*, dont six appartiennent à notre faune. Ce sont les g. *Styela* Sav., *Styelopsis* Traust., *Polycarpa* Heller, *Stolonica* Lac.-Duth. et Del., *Heterocarpa* Lac.-Duth. et Del. et *Polycarpoïdes* Pizon. De ces six genres, il n'y a que le g. Stolonica que je n'ai pas rencontré sur nos côtes.

J'ai trouvé *Heterocarpa glomerata* Lac.-Duth. et Del. = *C. glomerata* Alder, formant de larges tapis collés à la voûte des grottes aux îles Chausey et à St-Vaast, et mélangés avec de nombreux *Styelopsis grossularia* V. Ben.

Les *Polycarpa varians* Heller sont une espèce également très répandue sur nos côtes; Roule l'a décrite depuis longtemps dans la Méditerranée, Lacaze-Duthiers et Delage l'ont trouvée à Roscoff et je l'ai draguée moi-même en abondance dans la baie de Cancale (15-20 m.). J'en ai trouvé une autre espèce, *P. rustica* Heller, à St-Vaast et à Granville.

Enfin j'ai créé le genre *Polycarpoïdes* pour une nouvelle forme que j'ai trouvée à Granville et aux Chausey au niveau des basses eaux pendant les grandes marées. Le laboratoire de St-Vaast en a également dragué quelques spécimens dans la baie en 1899. Elle se confond très facilement avec les Molgules à cause du revêtement sableux qui l'enveloppe complètement, et elle accompagne en particulier les *Molgula socialis*; dans les collections du Muséum, j'en ai trouvé deux spécimens mélangés avec des *Anurella Roscovita* étiquetées de la main même de Lacaze-Duthiers, et qui avaient complètement échappé à l'attention de ce savant naturaliste, tellement l'aspect externe de ces Polycarpoïdes rappelle celui des Molgules.

Cette nouvelle forme est certainement une *Styélinée* par ses tentacules simples, ses quatre plis méridiens dans chaque moitié de la branchie et son estomac dépourvu de glande annexe. Mais les glandes génitales, sur lesquelles les ascidiologues se basent pour établir les divisions génériques de la tribu, présentent une disposition particulière qui ne s'observe chez aucun des autres genres : les organes génitaux existent de chaque côté du corps et ont la forme de petits mamelons *isolés et hermaphrodites*, tandis que chez tous les autres genres ces mamelons sont ou bien unisexués, ou bien en forme de lame continue, ou encore n'existent que sur une seule face du corps.

La disposition et la structure des follicules reproducteurs se trouvent donc distinguer le g. *Polycarpoïdes* Pizon des autres genres de la tribu des Styélinées.

Il comprend une seule espèce, *P. sabulosum* Pizon, ainsi appelée à cause de son revêtement sableux ; à Granville, elle vit fixée sur les aspérités des schistes, en petits paquets mélangés généralement aux *Molgula socialis*, et elle est souvent recouverte par plusieurs centimètres de sable ; la vague peut l'arracher aisément, la rouler et la faire confondre très facilement avec les Anourelles de Lacaze-Duthiers.

TABLE DES MATIÈRES